BEITRAG ZUR KENNTNIS DER GESCHLECHTSORGANE DER KNOCHENFISCHE

INAUGURAL-DISSERTATION
DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT DER
KAISER WILHELMS-UNIVERSITÄT
STRASSBURG
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

VORGELEGT

VON

ALFRED LICKTEIG
AUS SCHLETTSTADT ELS.

MIT 8 FIGUREN UND EINER SCHEMATISCHEN TAFEL IM TEXT
UND 3 TAFELN

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1913

Gedruckt mit Genehmigung der mathemat.-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Straßburg. Referent: Prof. Dr. GOETTE.

Sonderabdruck aus:
»Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«. CVI. Bd., 1. u. 2. Heft

Historischer Überblick.

Die Untersuchungen Rathkes (19) haben gezeigt, daß das Ovar der Knochenfische sich als eine von den Ovarien der übrigen Wirbeltierreihe verschiedene Bildung darstellt. Während sonst überall die Eierstöcke kompakte Drüsen sind, die ihre Produkte in die Leibeshöhle und von da durch selbständige Organe (die Müllerschen Gänge) nach außen gelangen lassen, präsentiert sich das Ovar der meisten Knochenfische als ein vom Cölom vollständig abgeschlossener Hohlsack, der einen den beiderseitigen Ovarien gemeinsamen Ausführungsweg nach außen besitzt. Die Wände dieses Hohlsackes sind bis auf ein distales Stück entweder im ganzen Umfange keimbereitend oder es ist bald nur der ventrale, bald nur der dorsale Teil als mächtige, vielfach gelappte Keimdrüse entwickelt, während der übrige Teil als dünne Haut erscheint. Diese Verschiedenheit der Ovarien der Wirbeltiere ist für die morphologische Bewertung des gesamten Geschlechtsapparates so bedeutend, daß es schlechterdings unmöglich erschien, einerseits die Verhältnisse der Teleostier dem gemeinsamen Typus einzugliedern, anderseits die Diskrepanz auf sich beruhen zu lassen. Es folgten eine Reihe neuer Untersuchungen, die alle über die alten Rathkeschen Angaben hinaus nichts wesentlich neues brachten und kaum bringen konnten. Die errungenen Kenntnisse stellten die Forscher vor die Aufgabe, eine Erkenntnis der Zusammenhänge zu ermitteln, ohne von weiteren Untersuchungen specifisch neue Entdeckungen erwarten zu können. Wenn auch von vornherein nur die Alternative

gegeben schien, entweder eine Homologisierung durchzuführen, oder einen neuen Typus aufzustellen, so ergab sich doch eine größere Mannigfaltigkeit der Meinungen, die so variabel blieben, daß selbst ausgezeichnete Forscher ihre Auffassungen wechselten, ohne doch einer Ansicht allgemeine Geltung verschaffen zu können.

Von Waldeyer (27) stammt der Versuch, die Verhältnisse der Teleostier mit denen der Selachier zu homologisieren, indem er eine Umwachsung des Ovars der Knochenfische durch die Tube der Müllerschen Gänge annimmt.

Während Balfour (1) erst einfache Verwachsung der ausgehöhlten Geschlechtsdrüse mit einem Genitalporus annahm, änderte er seine Meinung später dahin, daß auch er die Knochenfischeileiter als den Müllerschen Gängen der Selachier homolog auffaßte.

Umgekehrt verläßt Brock (5) in einer späteren Arbeit die früher von ihm vertretene Waldeyersche Anschauung, um eine Hypothese aufzustellen, die, obschon nicht auf tatsächlichen Beobachtungen beruhend, doch in gewissen Beziehungen spätere Entdeckungen antizipierte. In den Verhältnissen der Muränoiden und Salmoniden, denen ein Oviduct überhaupt fehlt, erblickt Brock die primitiven Zustände. Er nimmt an, daß der geschlossene Oviduct mit Ovarialhöhle der andern Teleostier sich aus jeder ursprünglichen Form in der Weise entwickelt habe, daß das handförmige Ovar sich zu einem geschlossenen Rohr einrollte und caudalwärts auswuchs, um in einen Sinus urogenitalis durchzubrechen.

Als weitere ältere Hypothese ist auch noch die Sempers (22) zu erwähnen, der in seiner Deutung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere die Ausführungsgänge der Teleostier mit der Bildung des Hodencentralkanals homologisiert, indem er annimmt, daß die Ausführungswege der Knochenfische hervorgehen aus einer flimmernden, offenen Genitalrinne der Leibeshöhle. Da Semper in dieser offenen Genitalrinne ein Homologon der durch Verschmelzung der Segmentaltrichter bei den Plagiostomen entstehenden »Trichterplatten« erblickt, so glaubt er eine Homologie des »bald ganz, bald nur halb geschlossenen Ausführungsganges der Genitaldrüse der Knochenfische« mit dem ebenfalls durch Verschmelzung der Segmenttrichter entstehenden Hodencentralkanal als Resultat seiner vergleichenden morphologischen Betrachtung folgern zu können. Wenn auch, wie von den meisten späteren Autoren hervorgehoben wurde, diese Sempersche Hypothese jeder Grundlage entbehrt, da weder eine »wimpernde Genitalrinne«, noch »die sie einleitenden offenen Segmentaltrichter« bei Knochen-

fischen vorkommen, so bleibt dieselbe dennoch bemerkenswert, da ich glaube, in ihr den Vorläufer eines später zu erwähnenden Versuches einer Deutung der Geschlechtsverhältnisse bei den Knochenfischen erblicken zu dürfen.

Um die eben kurz skizzierten Meinungen, deren ausführliche Darstellung man in der Arbeit von Hector Jürgensen (15a) und bei Felix (9b), (Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere) findet, gruppieren sich die Anschauungen der älteren Autoren.

Wesentliche Förderung der Frage war nur durch die Erforschung der ontogenetischen Entwicklung der Ovarialhöhle und Oviducte zu erwarten.

Von bestimmendem Einfluß bei der Deutung der Geschlechtsverhältnisse der Knochenfische mußte natürlich auch die Verschiebung werden, die durch die erweiterten Kenntnisse in der morphologischen Bewertung der Müllerschen Gänge bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen eintrat.

In diesen beiden Zeichen stehen die neueren Untersuchungen.

Mac-Lead (16) unterzog sich als einer der ersten der Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung der Geschlechtsorgane und fand deren erste Anlage bei *Syngnathus acus* und *Hippocampus brevirostris* in großen Zellen des Peritonealepithels. Bei einer 54 mm großen *Belone-acus* entdeckte er an der lateralen Seite der bisher kompakten Genitalfalte eine teilweise zu einer Röhre geschlossene Furche. Da er in dieser Furche die Anlage der Ovarialhöhle erblickte, so schien ihm Brocks Hypothese in der Hauptsache bestätigt, nur daß nicht eine Einrollung der Genitalfalte nach der äußeren keimbildenden Seite, sondern eine auf der Lateralseite sich anlegende Rinne derselben zur Bildung einer Ovarialhöhle führt. Zu erwähnen sind hier noch Cunnighams (6) Beobachtungen an *Clupea sprattus*, die mit den Mac-Leadschen Angaben übereinstimmen. (Die betreffende Arbeit war mir jedoch nicht zugänglich.)

Eine vollständige und einwandfreie Darstellung der Entwicklungsvorgänge bei der Anlage und Ausbildung der Ovarialhöhle verdanken wir Hector Jüngersen. Auf Grund eines reichhaltigen und umfassenden Materials wies er nach, daß die Ausbildung der Ovarialhöhle auf zweierlei Weise erfolge.

Bei *Acerina vulgaris*, *Zoarces*, *Perca* und *Gasterosteus* tritt in der lateralen, der sogenannten Keimseite der Genitalfalte eine Furche auf, die durch die Verwachsung ihrer beiden Ränder zum geschlossenen Rohre wird.

Bei *Rhodeus amarus*, *Gobio fluviatilis* und *Esox lucius* schlägt sich die bandförmige Genitalfalte lateralwärts um, verwächst mit dem Epithel der Leibeshöhlenwand und bildet dadurch einen abgekammerten Hohlraum, der sich an beiden Enden schließt.

Da demnach die Ovarialhöhle der zweiten Gruppe, weil sich an ihrem Aufbau außer der Masse des Ovars ein Stück der Leibeshöhlenwand beteiligt, dem Ovarialkanal der ersten Gruppe streng morphologisch nicht gleichwertig ist, bezeichnet JÜNGERSEN den durch Furchenbildung entstandenen als entoovarialen Kanal, im Gegensatz zum andern, den er als parovarial charakterisiert. In diesem verschiedenen Verhalten bei der Bildung der Ovarialhöhle können wir nach JÜNGERSEN die Ursache für die Verschiedenheit der fertigen Knochenfischovarien erblicken, da die Untersuchungen gezeigt haben, daß die Fische mit centraler Ovarialhöhle ausschließlich dem entoovarialen Typus folgen, während die parovariale Entstehung der Eileiter auf Verhältnisse mit lateralem Ovarialkanal hinweist. Doch ist im letzten Falle der Schluß vom lateralen Kanal auf parovariale Bildungsweise nicht zulässig, da auch aus entovarialen Anlagen Ovarien mit lateralen Kanälen hervorgehen, sobald nur ein bei verschiedenen Species verschieden großer Abschnitt sich an der Eibereitung beteiligt, während der andre Abschnitt unter Aufgabe seiner keimbereitenden Fähigkeit sich wie Peritonealepithel darstellt.

Da durch diese Entdeckungen die Ovarialverhältnisse in noch größerer Mannigfaltigkeit erschienen, so dürfte es, um einen klaren Überblick zu gewinnen, hier am Platze sein, auf die Verhältnisse der Knochenfische ohne geschlossene Höhle einzugehen.

Eine genaue Kenntnis derselben verdanken wir der Arbeit von BROCK (5b) über die Muränoiden und den Untersuchungen MAX WEBERS (28) an den Salmoniden.

Bei den Aalen stellt das Ovar eine einfache, kompakte, im Querschnitt schwach keulenförmige Falte dar, die durch die ganze, weit hinter den After hinausreichende Leibeshöhle sich erstreckt. Die Eier gelangen also hier in die Leibeshöhle und von da durch zwei Öffnungen neben dem After nach außen.

Das Ovar der Salmoniden ist ebenfalls eine kompakte Falte, doch ist nur die vielfach gelappte laterale Seite keimtragend, während die mediale Seite von einem glatten Epithel überzogen ist, das sich in seinem caudalen Verlauf lateralwärts umschlägt und so mit der dorsalen Leibeswand die eiertragenden Lappen umschließt. Auch hier gelangen die Eier in die Leibeshöhle, aus der sie nach WEBER durch

Peritonealtrichter mit gemeinsamem Porus genitalis nach außen befördert werden.

Es ist selbstverständlich, daß schon die vergleichende Anatomie sich der Aufgabe unterzog, die Verhältnisse der Muränoiden und Salmoniden mit denen aller andern Teleostier unter einen Gesichtspunkt zu bringen. Eine vollständige Lösung des Problems blieb aber der entwicklungsgeschichtlichen Methode vorbehalten.

Während Waldeyer im Anschluß an seine oben erwähnte Auffassung des gesamten Geschlechtsapparates und ebenso Balfour trotz seines Wechsels der Gesamtanschauung von vornherein die Verhältnisse der Salmoniden und Muränoiden durch Rückbildung erklärten, ist es wiederum Brock, den seine freie Hypothese auch in dieser Frage richtig leitete und ihn in eben diesen Verhältnissen den primitiven Zustand erblicken ließ, der zu denen der andern Knochenfische überführt. Nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von H. Jüngersen dürfen wir uns ohne Bedenken dieser Auffassung anschließen und im Ovar der Aale den primitiven Zustand erblicken, von dem das halbgeschlossene Ovar der Forellen zu dem, durch Verwachsen des umgeschlagenen Faltensaumes mit der Leibeswand ganz geschlossenen, parovarialen Eierstockskanal führt. Im entoovarialen Bildungsmodus sehen wir dann einen weiteren Fortschritt des Differenzierungsprozesses, indem jetzt die selbständige Eierstockshöhle in ihrer Bildung auf die Genitalfalte lokalisiert wird. Danach haben wir die in der ganzen Tierreihe einzig dastehende Ovarialhöhle der Knochenfische als ein Stück abgekammertes Cölom zu betrachten. Die Ausnahme von der allgemeinen Regel besteht also nur darin, daß bei den meisten Knochenfischen die Eier nicht in die allgemeine Leibeshöhle, sondern in einen vollständig abgeschlossenen Teil derselben gelangen. Die physiologische Bedeutung dieses Verhaltens ist so einleuchtend, daß wir in dieser Einrichtung ein vollkommenes Äquivalent der die sichere Eibeförderung bei allen andern Wirbeltieren besorgenden Eileiter erblicken können.

Die einzigen Tiere, die kein derartiges Äquivalent aufweisen, sind die Cyclostomen. Hier besorgt die allgemeine Leibeshöhle ausschließlich die Beförderung der Eier. Da aber hier auch die männlichen Geschlechtsprodukte, die doch bei keinem Vertebraten mit Einschluß aller Knochenfische in die Leibeshöhle gelangen, ebenfalls das Cölom als Ausführungsweg benutzen, so bestätigt uns dieses Verhalten die durch die ganze Organisation der Cyclostomen begründete Anschauung, daß wir es hier mit einer vollständig abgeschlossenen Tiergruppe zu

tun haben, die wir aus dem engen Kreis der Betrachtung um so eher ausscheiden dürfen, als sie später bei Erweiterung der Frage eine um so eingehendere Berücksichtigung erfahren muß.

Wie oben erwähnt, galt die ursprüngliche Fragestellung dem Verhältnis des gesamten weiblichen Geschlechtsapparates der Teleostier zu dem der übrigen Vertebraten; insbesondere zielte die Untersuchung und mehr noch die Theorie dahin, über Sein oder Nichtsein eines Homologons der Müllerschen Gänge bei den Knochenfischen zu entscheiden. Es ist in den Verhältnissen begründet, daß die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erst die Kenntnis des Bildungsprozesses der Ovarialhöhle und damit des Verhältnisses des hohlen Knochenfischovars zu dem kompakten aller andern Wirbeltieren vermitteln mußte, bevor in Sachen der Homologisierung der Eileiter eine Klärung zu erwarten war.

Auch für diesen Hauptteil der Frage erwartete Jüngersen von seinen Untersuchungen die Antwort. Doch bevor wir auf diesen Teil seiner Arbeit eingehen, dürfte es zweckmäßig sein, kurz auf die Verschiebung einzugehen, die in der Auffassung der Müllerschen Gänge eintrat.

Wenn früher Forscher wie Waldeyer und Balfour sich für eine Homologie des Teleostiereileiters mit dem Müllerschen Gange aussprachen, so dachten sie natürlich nur an die Plagiostomen und an den bei diesen Tieren festgestellten Typus des Müllerschen Ganges. Da hier der Müllersche Gang ganz aus einer Abspaltung vom primären Harnleiter hervorgeht, mußte zur Durchführung der Homologie auch der Knochenfischeileiter in letzter Instanz vom Urnierengang abgeleitet werden. Ebenso wurden die Eileiter aller andern Wirbeltiere, die sich in ihrem fertigen Zustand im allgemeinen genau wie die der Selachier präsentieren, als echte vom Urnierengang stammende Müllersche Gänge angesehen.

Nun haben die diesbezüglichen Untersuchungen gelehrt, daß bei allen Amnioten der Urnierengang nichts mit der Bildung des sogenannten Müllerschen Ganges zu tun hat, da dieser aus einem verdickten Streifen des Peritonealepithels hervorgeht. Das vordere Ende dieses Streifens gestaltet sich zu einem in die Leibeshöhle offenen Trichter, während der übrige Streifen sich seiner ganzen Länge nach in die Körperwand einsenkt, von vorn nach hinten fortschreitend wächst und sich aushöhlt, um schließlich in die Cloake durchzubrechen. Auch für die Amphibien mehrten sich seit den Arbeiten von Hoffmann (13) und Fürbringer (10) die Beobachtungen, die ein vom Urnierengang un-

abhängiges Entstehen wenigstens eines Teiles des Müllerschen Ganges wahrscheinlich machten, bis es endlich auch hier den neuesten Forschungen gelang, die Selbständigkeit der Eileiter nachzuweisen und die von früheren Beobachtern angegebene Verbindung mit dem Urnierengang als eine sekundäre zu erklären.

Nach Rabl (18) nimmt die Bildung bei *Salamandra maculosa* vom zweiten in die allgemeine Leibeshöhle mündenden Vornierentrichter ihren Ausgang. Es bilden sich im Peritoneum zwei Streifen cylindrischen Epithels, von denen der eine, nach Felix Querstreifen genannt, lateralwärts die Rundung der Leibeshöhle bis zur Ansatzstelle des parietalen Lebergekröses umkreist, während der andre etwas später sich bildet und, da er senkrecht auf der Bildungsebene des ersten Querstreifens stehend, sagittalwärts nach hinten verläuft, von Felix Sagittalstreifen genannt wird. Dieser ist die Anlage des Müllerschen Ganges; er löst sich von seinem Mutterboden ab und bleibt nur noch mit dem Vornierentrichter in Verbindung. Der Trichtergang desselben hat sich währenddeß schon geschlossen, so daß der jetzt von der Vorniere unabhängige, zweite Vornierentrichter als Tubenöffnung des Müllerschen Ganges erscheint. In seinem weiteren, caudalwärts gerichteten Wachsen legt sich der von der Leibeshöhlenwand losgelöste Sagittalstreifen dem Urnierengang dicht an, ohne jedoch in der Regel in diesen durchzubrechen. Die Ausmündung erfolgt dann in die Cloake.

Um die Schilderung zu vervollständigen, sei erwähnt, daß der Querstreifen, falls ein solcher zur Ausbildung kommt, zur Verlagerung der Tubenöffnung dient. Dies geschieht in einem eigenartigen Verschiebungsprozesse dadurch, daß sich der verdickte Querstreifen von der Leibeswand reliefartig abhebt und sich als ein, von Rabl so genanntes Tubenband zu einer offenen Rinne umbildet, deren beide Ränder in die Tubenwand übergehen. Durch fortschreitendes Schließen der Tubenwände entsteht eine quere Fortsetzung des Müllerschen Ganges, und dessen Mündung wandert im Bogen entlang der ganzen Tubenfalte, um an deren Ende auf dem seitlichen Lebergekröse dauernd als Ostium abdominale zu bestehen.

Danach liegt die einzige Beziehung des weiblichen Genitalapparates zum Excretionssystem bei den Amphibien in der Benutzung des zweiten Vornierentrichters als entweder persistierende oder provisorische Tubenöffnung. Die ganze übrige Anlage ist auch bei den Amphibien vom Urnierengang unabhängig.

Es hat sich somit ergeben, daß vollständig verschiedene Gebilde lediglich auf Grund der gemeinsamen letzten Form- und Lage-

beziehungen und der gleichen Funktion als Müllersche Gänge bezeichnet werden.

Wenn wir auch diese Auffassung der Müllerschen Gänge den neuesten Forschungen verdanken und auch die diesbezügliche Arbeit Jüngersens einer früheren Zeit angehört, so genügt doch diesem Forscher das schon damals vorhandene Material, um diese nun bestätigte Auffassung seiner Deutung der eigentlichen Teleostieroviducte zugrunde zu legen. An entwicklungsgeschichtlichen Material war bis dahin nur die einzige Beobachtung Rathkes vorhanden, der in spät auftretenden, fadenförmigen Verlängerungen der weiblichen Geschlechtsdrüse der Knochenfische die Anlage der Ausführungsgänge erblickte. Er nahm an, daß sich die Ovarialhöhle in diese Streifen fortsetze.

Jüngersen wies nun bei allen von ihm untersuchten Fischen diese Streifen nach, sah aber in denselben durch Gewebespaltungen diskontinuierliche Lichtungen auftreten, die in ihrer weiteren Entwicklung zusammenfließen und sich mit der Ovarialhöhle vereinigen. Da wo diese Lichtungen paarig auftreten, verwachsen sie caudalwärts, um als gemeinsamer Oviduct hinter dem After nach außen durchzubrechen. Da Jüngersen die Ovarialhöhle zur Zeit der ersten Oviduktanlage bei verschiedenen Species in verschiedenem Zustande bald schon geschlossen, bald noch als offene Rinne fand, so nahm er an, daß es sich um eine selbständige Oviductanlage handle, die, da sie aus einem verdickten Streifen des Peritonealepithels hervorgeht, der Eileiteranlage der höheren Wirbeltiere vollständig homolog zu erachten sei. So kam auch dieser Forscher zu der Auffassung, daß die Knochenfische einen Eileiter besitzen, der zwar nicht dem Müllerschen Gange der Selachier, sondern dem der höheren Wirbeltiere homolog sei. Nur daß bei den meisten Teleostiern diese Organe ihre Selbständigkeit verlieren und unter Verwischung jeder histologischen Grenze mit der Ovarialhöhle zu einem einheitlichen Sacke verwachsen. Bei den Salmoniden allein bewahren diese Oviducte dauernd ihre Selbständigkeit und Funktionen.

Guido Schneider (20), der die Entstehung der Oviducte bei *Cobitis taenia* und *Phoxinus laevis* verfolgte, schließt sich dieser Meinung vollständig an.

Im Gegensatz hierzu verhält sich Felix gegenüber einer Homologisierung der Eileiter der Teleostier mit einem Müllerschen Gange sehr zurückhaltend. Trotzdem sich dieser Forscher auf die bis dahin unwidersprochenen Angaben von Jüngersen und Schneider einer selbständigen Oviductentwicklung aus Streifen des Peritonealepithels

stützen mußte, greift er auf die ursprünglich von Balfour aufgestellte und von diesem wieder verlassene Hypothese zurück, nach der »die Ausführungsgänge durch Verwachsung der Tunica der Geschlechtsdrüse mit dem kurzen Gang eines Abdominalporus entstehen« (S. 666). Die Schwierigkeit, mit dieser Hypothese die Annahme selbständiger Oviducte zu vereinigen, behebt Felix dadurch, daß er nicht die Unabhängigkeit des Oviductes von der Ovarialhöhle, sondern vielmehr die Zugehörigkeit des Mutterhodens des freien Eileiters zur Genitalanlage in den Schwerpunkt seiner Betrachtung stellt. Nach diesem Forscher läßt die Genitalfalte drei Teile erkennen: »den progonalen, gonalen und den epigonalen«. Da nun der epigonale Teil, welcher afterwärts abflacht und schließlich nur noch in einer Verdickung des Cölomepithels besteht, »der Mutterhoden des freien Eileiterabschnittes ist« (S. 744), so glaubt er in diesem Abschnitt des Eileiters, »nichts andres, als einen rückgebildeten bzw. nicht zur vollen Ausbildung gelangenden Abschnitt des Eierstocks, d. h. einen ovarialen Eileiter« erblicken zu dürfen. »Damit fällt jede Möglichkeit dahin, diesen Abschnitt mit dem Müllerschen Gang zu vergleichen« (S. 668). Die Möglichkeit eines derartigen Vergleichs scheint diesem Autor höchstens noch in bezug auf den Endabschnitt des freien Eileiters zu bestehen. Da »die Genitalleiste, aus welcher sich der Eileiter entwickelt in den seltensten Fällen bis zum After reicht«, so muß hier an den ovarialen Eileiter ein Abschnitt angegliedert werden, der eine vor der Genitalanlage vollständig unabhängige Entstehung hat. Aber auch hier hält er eine Homologie für unwahrscheinlich, sondern nimmt gerade für diesen Endabschnitt, dessen Ontogonie ihm nicht bekannt ist, an, daß er einem kurzen Abdominalporengang, also einem hintern Leibeshöhlenende entspricht.

Danach bestünde der gesamte Eileiter der Teleostier aus einem vorderen der Leibeshöhle entstammenden, einem mittleren intraperitonealen und einem distalen, die dorsalen Leibeshöhlenenden selbst darstellenden Stück. Diese drei Stücke können bei den nächstverwandten Tieren in verschiedener Länge ausgebildet sein und sich so die mannigfache Variation der Knochenfischeileiter ergeben. Wesentlich bei dieser Auffassung bleibt, daß danach sowohl die eigentliche Ovarialhöhle sowie der aus dem Genitalstreifen intraperitoneal entstehende ovariale Abschnitt des freien Eileiters Bildungen sui generis sind, die in keiner Tiergruppe ihr Homologen finden.

Da das entwicklungsgeschichtliche Material seiner ontogenetischen Befunde keineswegs für zureichend erklärt werden kann, so waren es

neben andern vergleichenden anatomischen Erwägungen gerade die Verhältnisse der Salmoniden, die Jüngersen sich für eine Selbständigkeit der Oviducte der Knochenfische und infolgedessen für die Homologie der Oviducte der Knochenfische mit dem Müllerschen Gang entscheiden ließen, während in der Entstehung der Knochenfischeileiter aus einer Lichtung innerhalb der Peritonealstreifen von Felix ein Beweis für die vollständige Verschiedenheit dieses Oviductes vom Eileiter der Salmoniden erblickt wird. Es ist also hier der Ort, auf die Geschlechtsverhältnisse der Salmoniden einzugehen. Unsre genaue Kenntnis verdanken wir hauptsächlich der obenerwähnten Arbeit von Max Weber.

Die hier in Betracht kommenden sogenannten »Peritonealtrichter« entstehen nach Weber dadurch, daß »die Peritonealbekleidung der medialen Fläche der Ovarien sich an dessen Ende auf die Bauchwand hinüberschlägt und weiterhin bis zum Genitalporus durchläuft«, so daß auf diese Weise zwei Kanäle entstehen, welche sich »kurz vor dem Anus vereinigen und schließlich hinter dem Anus gemeinschaftlich ausmünden«. Da wo die Genitaldrüse nur ganz kurz ist, »endigt das Mesovarium nicht an der hinteren Spitze desselben, sondern läuft vielmehr durch bis zum Porus genitalis« und bildet ebenfalls durch Umschlagen den Peritonealtrichter.

Wenn also Weber »die Peritonealtrichter für inkomplet homolog mit den Oviducten der Teleostier« erklärt, so geschieht das eben unter der Annahme, daß den Knochenfischen keine selbständigen, von der Ovarialhöhle unabhängigen Eileiter zukommen. Daher er denn auch mit Rathke die Bezeichnung Eileiter nur als Hinweis auf ihre Funktion verstanden haben will, aber sie morphologisch für Bildungen sui generis erklärt. Demgegenüber hebt Felix (S. 746) hervor, daß die Peritonealtrichter der Salmoniden nach Weber keinesfalls mit den intraperitonealen Oviducten der übrigen Teleostier nach Jüngersen homolog sein können. Aber eine »inkomplete Homologie« ist nach diesem Forscher auch dann nicht vorhanden, »wenn die hinteren Enden der Eileiter der übrigen Teleostier durch die Pori abdominales geliefert werden, denn dann wären die Salmonidenperitonealtrichter besondere Bildungen der hinteren Leibeshöhlenenden, während die Endstücke der Eileiter der übrigen Teleostier die Leibeshöhlensäcke selbst darstellen«.

Wenn wir davon absehen, daß es sich jetzt nicht mehr um die ganze Eierstockshöhle, sondern nur um das distale Stück des Ovarialsackes handelt, so muß uns die Kluft zwischen den verschiedenen

Anschauungen beinahe noch so groß erscheinen wie zu Zeiten der Waldeyerschen Anschauung, so daß zu ihrer Überbrückung einfache Umdeutungen nicht genügen können.

Es schien daher angezeigt, durch neue Untersuchungen einerseits die ontogenetischen Befunde Jüngersens über die Entstehung der eigentlichen Oviducte zu ergänzen und anderseits die noch unklaren Vorgänge bei der Vereinigung der beiden Peritonealtrichter und der Bildung des gemeinsamen Ausführungsganges bis zu dessen Durchbruch kennen zu lernen. Im Laufe dieser Untersuchungen zeigte sich bald die Notwendigkeit, eine allgemeine Untersuchung über die Abdominalporen anzugliedern, um über die Natur des Genitalporus Klarheit zu gewinnen.

Trotz der in diesem Punkte überaus klaren und eingehenden Arbeit von Weber ist die Verwirrung auf dem Gebiete der Abdominalporen, über die sich schon dieser Autor beklagt, keineswegs behoben. So ist noch Jüngersen genötigt, Balfour den Vorwurf zu machen, daß er *Petromyzon* zwei Abdominalporen zulege. Besonders groß ist die Verwirrung in bezug auf die Poren der Salmoniden, da hier Abdominalporen und Genitalporus sowohl in ihrer morphologischen wie physiologischen Bedeutung beständig miteinander verwechselt wurden. Um nur ein einigermaßen übersichtliches Bild zu bekommen, hat schon Weber die Ansichten klassifiziert und unter folgende fünf Rubriken gebracht:

1) Jederseits neben dem Anus findet sich ein Porus, durch den die Eier entleert werden (Cuvier und Valenciennes, Duvernoy, van der Hoeven, Bergmann, Leuckardt. Nach den drei letzten soll auch der Samen durch denselben Porus entleert werden.)

2) Einen Porus hinter dem After, der nur beim Weibchen vorkommt und durch den die Eier entleert werden, nehmen an: G. W. Müller, Vogt und Pappenheim, Milne Edwards, Gegenbaur (in einer späteren Arbeit spricht dieser von zwei Poren, durch die Geschlechtsprodukte entleert werden), Günther, Brock, Mac-Lead, Huxley.

3) Zwei asymmetrische Poren, und zwar nur beim Weibchen, der eine neben, der andre hinter dem After, wodurch die Eier entleert werden (Bridge).

4) Zwei Pori hinter dem Anus und daneben einen Porus urogenitalis (Wiedersheim).

5) Die weiblichen Salmoniden besitzen Tuben, wodurch die Eier abgeführt werden, keine Pori abdominales (Hyrtl, Stannius).

Die Feststellung, daß die Salmoniden einen zwischen Anus und Harnmündung gelegenen Genitalporus und zwei seitlich vom After gelegene Abdominalporen haben, von denen bald einer, bald beide nur rudimentär ausgebildet werden, schien geeignet, vollständige Klarheit zu geben. Dennoch scheint das von Weber Errungene noch nicht als fester Bestand unsrer Kenntnis zu gelten. Denn während in neuester Zeit Autoren wie Haller (12) das Vorkommen von Abdominalporen bei Salmoniden leugnen oder wie Guido Schneider sie für pathologische Erscheinungen erklären, nimmt Felix dieselben ursprünglich in der Vierzahl an und läßt aus der Verschmelzung der beiden dorsalen durch Schwinden des die Scheidewand bildenden Dorsalmesenteriums den Genitalporus entstehen.

Obwohl die Literatur über Abdominalporen eine sehr reichliche ist, so sind doch die meisten Mißverständnisse zurückzuführen auf den Mangel einer präzisen Formulierung dessen, was man mit Abdominalporen zu bezeichnen hat. Bevor wir zu einer solchen gelangen, müssen wir entscheiden, ob wir in den Abdominalporen besondere Bildungen der Leibeshöhle oder einfach deren Öffnung nach außen zu erblicken haben. Wenn letzteres der Fall ist, dürfen wir aber immer nur die Durchbruchsstelle als den Abdominalporus ansehen, unbeirrt durch die Frage, ob der Durchbruch an die äußere Körperoberfläche oder in eine, vielleicht beiden Keimblättern, entstammende Cloake, oder in ein abgeschlossenes Derivat einer solchen erfolgt. Nur so werden wir entscheiden können, ob sämtliche sogenannte Abdominalporen der niederen Wirbeltiere auch homologe Gebilde sind. Eine Vergleichung mit der Entstehung des Genitalporus der Knochenfische wird uns darüber aufklären, ob wir es hier mit der Benutzung der von den Vorfahren ererbten Abdominalporen zu tun haben. Durch eine solche Entscheidung dürfte für unsre Hauptfrage Wesentliches gewonnen sein. Damit ist der Kreis der dieser Arbeit gestellten Aufgaben geschlossen.

Wenn ich in der historischen Übersicht auf den Inhalt vieler Arbeiten nicht eingegangen bin, so war ich dazu durch die zu Anfang meiner Untersuchungen erschienene ausführliche und überaus klare Darstellung von Felix bewogen, da mir eine weitere Darstellung danach überflüssig erschien. Dieser Verzicht schien mir umso gebotener, als ich hoffte, durch die beinahe schematische Vereinfachung das Problem aus seinem historischen Werdegang klarer herausschälen zu können.

Bevor ich zur Beschreibung meiner Beobachtungen übergehe, der in einem zweiten vergleichenden Teil meine Stellungnahme zu den

oben erwähnten Fragen auf Grund der erhaltenen Resultate folgt, sei es mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Goette, der die Anregung zu diesen Untersuchungen gab, meinen ergebensten Dank sowohl für leitende Gedanken zu dieser Arbeit, wie für meine wissenschaftliche Erziehung abzustatten.

A. Beschreibender Teil.

Einteilung.

Es bedarf wohl nach dem oben gesagten keiner weiteren Begründung, wenn ich mit der Untersuchung über die Abdominalporen beginne. In dieser Hinsicht hielt ich es für meine Aufgabe, zuerst bei *Petromyzon fluviatilis* und bei *Torpedo marmorata* als Vertreter der Selachier den Typus eines echten Porus abdominalis festzustellen, um dann zu den Salmoniden überzugehen und Anlage und Natur der hier vorkommenden Bauchporen kennen zu lernen. Der Untersuchung über den Genitalporus schließt sich von selbst die der sogenannten Peritonealtrichter an. Damit ist auch der Übergang zum Hauptziele dieser Arbeit, der Untersuchung der Teleostierovidukte, gegeben. Obwohl sich meine Untersuchungen auf alle erreichbaren Teleostier erstreckten, so beschränke ich mich doch in der Hauptsache auf die Schilderung der Verhältnisse bei *Gasterosteus aculeatus*, *Phoxinus laevis* und *Gobio fluviatilis*, teils weil es mir nur bei diesen Arten gelang, ein einigermaßen lückenloses Material zu sammeln, teils weil mir gerade hier die Beobachtungen ziemlich eindeutig zu sein scheinen. In *Gasterosteus* haben wir einen Vertreter des entovarialen, in *Phoxinus* einen solchen des parovarialen Entwicklungsmodus vor uns, während ich *Gobio fluviatilis* deshalb wählte, weil Jüngersen gerade hier die Entwicklung eines selbständigen Oviductes beschrieben hat.

Da eine Altersbestimmung nach Laich- und Fangzeit von im Freien gesammelten Tieren doch äußerst unzuverlässig ist, so begnüge ich mich mit der Angabe der Nasen-Schwanzlänge.

I. Abdominalporen.

Petromyzon fluviatilis.

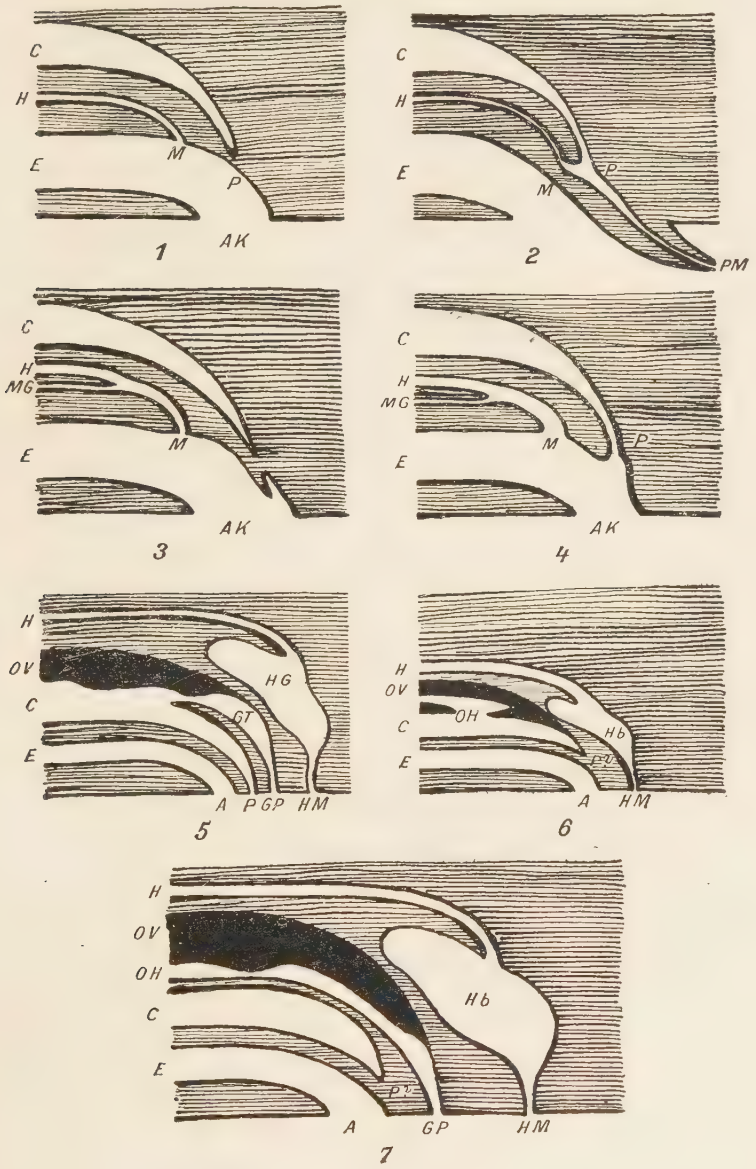
Da schon Goette (11a) die Anlage der Abdominalporen bei jungen Amoecoeten in den von ihm beschriebenen blinden Zipfeln der Leibeshöhle erkannte, und da ebenso die Verhältnisse nach dem während der Metamorphose erfolgenden Durchbruch dieser Leibeshöhlenzipfel in das gemeinsame Ende der beiden Harnleiter von Dohrn (8) auf

Querschnitten genau geschildert sind, so beschränke ich mich darauf, die Verhältnisse in einer aus Schnittserien erzielten Konstruktion wieder zu geben und durch ein Schema zu erläutern. Während des ganzen Larvenstadiums zieht sich die Leibeshöhle zu zwei neben der Cloake blind endenden Zipfeln aus. Die Harnleiter, die, jeder einzeln, in die Dorsalwand der Cloake einmünden, sind in ihrem vorderen Verlauf von der Leibeshöhle so umfaßt, daß sie in ihr suspendiert erscheinen, caudalwärts schwindet die Leibeshöhle zwischen ihnen und dem Enddarm, so daß sie kurz vor der Mündung in die Cloake mit der Darmwand verwachsen sind. Fig. 1 auf der schematischen Tafel, S. 17, dient zur erläuternden Orientierung.

Fig. 1, Taf. I, ist die Konstruktion eines Tieres nach der Metamorphose. Der Darm ist hier weggelassen, weil er in keinerlei Beziehung mehr zu den uns interessierenden Verhältnissen der Leibeshöhle und der Harnleiter steht. Die zum engen Rohr ausgewachsenen Leibeshöhlenzipfel sind lang gestreckt. Die beiden Harnleiter vereinigen sich zu einem gemeinsamen Gang, in den weiter caudalwärts die beiden Leibeshöhlen münden. Da hier die Geschlechtsprodukte die Leibeshöhlen passieren, so haben wir einen Sinus urogenitalis, der auf einer mächtigen Papille mündet. Schema 2 dient zur Erläuterung dieser Konstruktion.

Ein Verständnis der Fig. 1 dürfte sich aus einem Vergleich der beiden Schemata 1 und 2 ergeben. Denken wir uns in 1 die Leibeshöhle im Punkt *P* mit der Cloake kommunizierend, bezeichnen wir mit *M* die Mündungsstelle des Harnleiters in die Cloake und desgleichen in 2 die Vereinigung der beiden Harnleiter mit *M*, so wird ein Vergleich zeigen, daß zwischen diesen Punkten *M* und *P* keinerlei Verschiebung eingetreten ist. Wir können denselben Grundplan mit Leichtigkeit erkennen. Falls wir hingegen in der Papillenmündung *PM* den dem Punkt *M* in Schema 1 entsprechenden Punkt erblicken wollten, so ergäbe sich für *Petromyzon* eine Verschiebung der Harnleitermündung, die in Anbetracht der bei den Ammocoeten weit über den Punkt *M* hinauswachsenden Leibeshöhlenzipfel wohl schwerlich eine Erklärung finden könnte.

Eine dritte Annahme, *PM* dem Punkt *P* in 1 entsprechend zu erklären, ist, neben vielen andern Gründen, schon deshalb unstatthaft, weil, wie auch auf den Dohrnschen Abbildungen zu ersehen, das Epithel der Leibeshöhle sich scharf gegen das des übrigen Sinus urogenitalis abhebt. Auch würde in diesem Falle der Harnleiter in die Leibeshöhle münden.



Schemata 1—7.

Schema 1: Larvenstadium von *Petromyzon*; Schema 2: *Petromyzon* nach der Metamorphose; Schema 3: Jugendstadium von *Torpedo*; Schema 4: Fertiger Zustand von *Torpedo*; Schema 5. Salmonidentypus; Schema 6: Jugendstadium der Teleostier (*Gasterosteus*); Schema 7: Teleostiertypus. *A*, After; *AK*, Cloake; *C*, Cölom; *E*, Enddarm; *GP*, Genitalporus; *GT*, Genitaltrichter; *H*, Harnleiter; *HB*, Harnblase; *HM*, Harnblasenmündung; *M*, Harnleitermündung; *MG*, MÜLLERscher Gang; *OH*, Ovarialhöhle; *OV*, Ovar; *P*, Abdominalporus; *P?*, blindes Cölomende; *PM*, Papillenmündung.

Bemerkung: Die Schemata stellen die Projektionsfigur einer Körperhälfte auf die Medianebene dar. Die übereinanderfallenden Umrisse sind in der Reihenfolge ihres Abstandes von der Medianebene über- und hintereiander gelegt.

Alle Schwierigkeiten schwinden, wenn wir von der ersten Annahme ausgehen. Den Sinus urogenitalis müssen wir dann folgerichtig als den dorsalen Teil der ursprünglichen Cloake ansehen, der sich während der Metamorphose abgeschnürt hat. Ob der gemeinsame Harnleiter danach von der Cloakenwand oder besser vom Enddarm abzuleiten ist, kann, obwohl das letztere sehr wahrscheinlich ist, dahingestellt bleiben. Jedenfalls liegt aber keine Berechtigung vor, die Papillenmündung *PM* für einen Porus genitalis zu erklären. Die eigentliche Geschlechtsöffnung haben wir unzweifelhaft bei *P* zu suchen. Danach besitzt *Petromyzon* zwei Abdominalporen, die als Genitalöffnungen dienen, und die sich dadurch charakterisieren, daß sie einfache Durchbruchsöffnungen der hinteren Leibeshöhlenzipfel in ein Derivat der Cloake darstellen. Der Bildung dieser Poren geht nicht die geringste specifische Anlage der Leibeshöhle voraus.

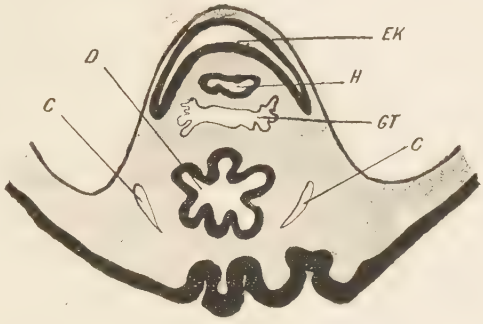
Torpedo marmorata.

Bei Jungen von ungefähr 4 cm fand ich, wie Schema 3 zeigt, die beiden Leibeshöhlenzipfel blind endigend. Eine in eine lange Oberflächenfalte auslaufende, beträchtliche Einsenkung der hinteren Ränder der dorsalen Cloakenwand reichte bis nahe an das blinde Ende des Cöloms. Wie Schema 4 illustriert, erfolgt bei älteren, etwa 10 cm großen Exemplaren der Durchbruch der Leibeshöhle in diese Tasche. Bezeichnen wir wieder diese Stelle mit *P* und die Harnleitermündung mit *M*, so zeigt ein Blick auf Schema 1 und 2 dieselbe Anordnung der Punkte; nur daß eben die Abschnürung des Sinus unterbleibt. Inwiefern der Einsenkung eine Bedeutung zukommt, weiß ich nicht. Ob der sie bildende Teil der Cloake der Körperoberfläche oder dem endodermalen Enddarm entstammt, ist infolge ihres späten Auftretens nicht mehr zu entscheiden. Da anderseits nach den Angaben von Bridge (3) bei *Torpedo narce*, die auch von ihm bei *T. marmorata* beobachtete Cloakenfalte nicht vorkommt und auch von andern Autoren direkte Mündungen der Leibeshöhle auf die eigentliche Körperoberfläche beschrieben werden, so glaube ich dieser Einsenkung eine phylogenetische Bedeutung nicht beilegen zu dürfen. Zu bemerken ist nur, daß, falls eine solche Einsenkung sich ausbildet, wir den Abdominalporus auf dem Grunde dieser Tasche, also in der Höhe des Punktes *P* in Schema 4, zu suchen haben. Wesentlich bleibt aber auch hier, daß auch bei den Selachiern die Abdominalporen sich als einfache Mündungen der Leibeshöhle nach außen erweisen. Gegenüber den Petromyzonten ergibt sich vielleicht der

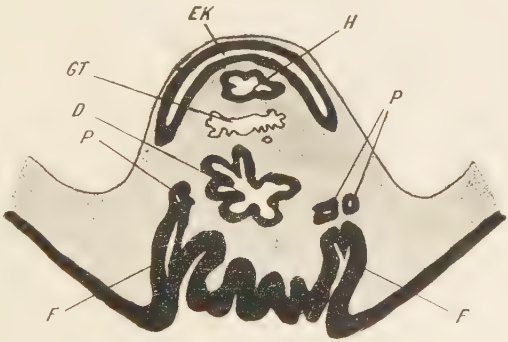
Unterschied, daß der Durchbruch in den ectodermalen Teil der Cloake erfolgt.

Salmoniden.

Das von mir untersuchte Forellenmaterial verdanke ich, abgesehen von einigen in Schwarzwaldbächen gefangenen mehrjährigen Exemplaren von *Salmo fario*, ausschließlich der Liebenswürdigkeit des Besitzers der Forellenzuchtanstalt in Wasperweiler (Lothr.), Herr Gérard. Außer mehr oder minder ausgesprochenen Bastarden waren es hauptsächlich Lachs, Forelle und Regenbogenforelle. Von letzteren standen mir mehrere bis zu 50 cm große sogenannte Samentiere zur Laichzeit zur Verfügung. Da die Injektionsmethode sich auch bei mir äußerst unzuverlässig erwies, so ergänzte ich meine makroskopische Befunde durch Schnittserien.



Textfig. I.



Textfig. II.

Bei allen Tieren ohne Ausnahme fanden sich neben dem After jederseits ein Abdominalporus oder ein Rudiment eines solchen.

In den nebenstehenden Figuren gebe ich die Bilder wieder, wie sie Querschnitte durch die Afterpapille beinahe regelmäßig lieferten. In Fig. I sehen wir zu beiden Seiten des Darmes die Querschnitte der schmal ausgezogenen hinteren Leibeshöhlenzipfel *C*. Einige Schnitte weiter nach hinten nähern sich die Cölomröhren der äußeren Haut, um schließlich in eine ebenfalls röhrenförmige Vertiefung einer epidermalen Hautfalte einzumünden. Fig. II zeigt in *F* diese Einsenkung. Die Wand derselben ist selbst wieder so gefaltet, daß ein Schnitt dasselbe

Lumen mehrmals treffen kann. In *P* sehen wir die Stelle, wo das peritoneale Epithel verschwunden ist und der Porus abdominalis in die äußere Hautfalte überführt.

Da wo der Abdominalporus nicht zur Ausbildung gelangt, verliert sich die in einem schmalen Spalt auslaufende Leibeshöhle von einem Querschnitt zum andern und an deren Stelle finden sich die Anschnitte der Oberflächeneinsenkungen.

Dieses ganze Verhalten zeigt, daß wir es hier mit Bauchhöhlenöffnungen wie bei den Selachiern oder mit Rudimenten solcher echten Abdominalporen zu tun haben. Gerade das Vorkommen der epidermalen Einsenkung, die so stark an die bei *Torpedo* beschriebene Einbuchtung erinnert, zeigt, daß wir es bei dem von Weber nachgewiesenen Salmoniden-Abdominalporen keineswegs mit pathologischen Erscheinungen zu tun haben. Dabei ist natürlich von vornherein zuzugeben, daß, wie Guido Schneider ausführt, durch Eiterungen, von Injektionsmitteln oder sonstigen Fremdkörpern veranlaßt, mehr oder minder rudimentäre Poren durchbrochen werden können.

Deutung der Abdominalporen.

Die Entstehung der Abdominalporen stellte sich in den betrachteten Fällen als ein so einfacher Vorgang dar, daß uns die Entwicklungsgeschichte hier keine direkte Anhaltspunkte für die phylogenetische Bedeutung gewinnen läßt. Wohl aber ergibt sich das negative Resultat, daß die Hypothese Webers, die in den Abdominalporen die letzten bestehenden Segmentalkanälchen erblickt, nicht nur nicht bestätigt, sondern daß sie sogar höchst unwahrscheinlich ist.

Als allgemeines Resultat der vorstehenden vergleichend morphologischen Betrachtung dürfte vorerst die vollständige Homologie der Poren der Salmoniden, Selachier und Petromyzonten zu betrachten sein. Obwohl dieser morphologischen Gleichwertigkeit keine gleiche Funktion entspricht, so ist doch hervorzuheben, daß auch eine Betrachtung über die funktionelle Bedeutung der Abdominalporen keineswegs gegen eine derartige Gleichwertigkeit spricht. Wenn Bless (2) es für unzulässig hält, die Abdominalporen der Teleostier von denen der Selachier abzuleiten, so spricht doch gerade der Umstand, daß auch für die Selachierporen — nachdem Bless mit Recht deren Bedeutung als hydrostatische Organe bestritten hat, und auch die von ihm aufgestellte Relation zwischen dem Vorkommen von Nephrostomen und Abdominalporen nach Bridge hinfällig ist — bis jetzt keine Funktion

gefunden werden konnte dafür, daß wir es hier in beiden Fällen mit demselben phylogenetischen Rudimente zu tun haben.

In diesem Zusammenhang muß die Beobachtung von Turner (25) erwähnt werden. Danach sind bei *Laemargus borealis* weder beim Männchen noch beim Weibchen die sonst den Selachiern zukommenden selbständigen Ableitungswege vorhanden, und die Geschlechtsprodukte werden daher wie bei *Petromyzon* in beiden Geschlechtern durch Abdominalporen entleert. Doch abgesehen davon, daß dieses Verhalten wie Felix hervorhebt, auch durch Rückbildung zu erklären sei, glaube ich mich vorerst nicht berechtigt, den Geschlechtsverhältnissen der Laemargiden eine prinzipielle Bedeutung zuzuerkennen. Davor warnt mich vor allem der Umstand, daß auch den Salmonidenporen, wie aus den in der historischen Übersicht zusammengestellten Ansichten hervorgeht, eine Bedeutung als Geschlechtsausfuhrwege zugelegt wurde, während sie doch den oben beschriebenen echten Abdominalporen derselben ganz gewiß nicht zukommt.

Die bis jetzt bekannt gewordenen Abdominalporen charakterisieren sich alle als einfache Öffnungen der Leibeshöhle nach außen oder in einen mit der Oberfläche in Verbindung stehenden Raum, der entweder der äußeren Haut oder der Cloake entstammt. Nur bei den Petromyzonten dienen die echten Abdominalporen den Geschlechtsprodukten als Ausfuhrwege, und zwar beiden Geschlechtern. Dagegen haben wir sie bei den Selachiern als Bildungen ohne bekannte Funktion gefunden, während vollends bei den Salmoniden, denen ebenfalls in beiden Geschlechtern Abdominalporen zukommen, die Anlage derselben mehr oder minder rudimentär sein kann und infolgedessen hier jegliche Funktion dieser Leibeshöhlenöffnungen auszuschließen ist.

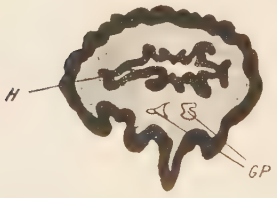
Über die Natur des Genitalporus der Salmoniden und der übrigen Teleostier und dessen Beziehungen zu echten Abdominalporen sollen die folgenden Untersuchungen Aufschluß geben.

Genitalporus.

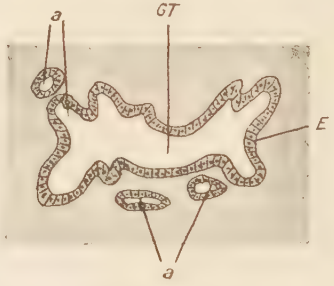
Bei allen männlichen Teleostiern außer den Salmoniden mündet der gemeinsame Ausführungsgang der Vasa deferentia in den Harnblasengang, so daß es für eine mehr oder minder kurze Strecke zu einer Urogenitalverbindung »Urogenitalsinus« kommt, und infolge dessen nur eine einzige, hinter dem After gelegene Öffnung, die Urogenitalöffnung, zu finden ist.

Im Gegensatz hierzu besitzen alle weiblichen Teleostier mit

Ausnahme der Muraenoiden einen besonderen Genitalporus, dessen Durchbruchsstelle zwischen der hinteren Afterwand und der vorderen Fläche der Harnblasenmündung variiert. Da auch die weiblichen Salmoniden außer den eben besprochenen echten Abdominalporen diesen median gelegenen Porus besitzen und durch ihn die Eier entleeren, so unterschieden sie sich äußerlich hierin nicht von den andern Knochenfischen. Bei den von mir untersuchten Regenbogenforellen wies dieser Porus aufgeworfene, stark gerötete Randwülste auf, zwischen denen beim Abstreichen die Eier bequem austreten konnten. Außerhalb der Laichzeit war bei Tieren, die vorher keiner Bauchhöhleninjektion unterworfen waren, diese Porenmündung nicht zu finden. Bei mehrjährigen Exemplaren zeigten Schnitte an der Stelle des Genitalporus den unmittelbar vor der Papillenmündung der Harnblase blind endigenden Zipfel eines Kanals (*GP* der Textfig. III) der, wie die



Textfig. III.



Textfig. IV.

derselben Schnittserie angehörenden Textfig. II und I (*GT*) zeigen, zwischen dem kurzen Ausführgange der Harnblase (*H*) und dem Enddarm (*D*) herzieht. Dieser trichterförmige Kanal ist, wie Textfig. IV bei stärkerer Vergrößerung zeigt, von einem mächtigen cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet.

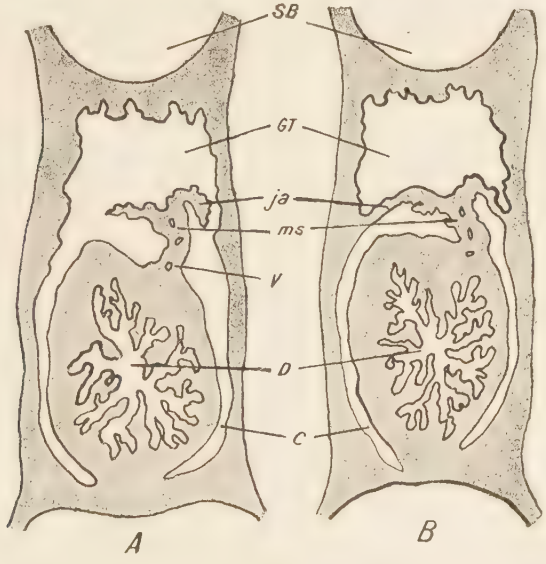
Während in bezug auf Genitalporus und den hinteren Teil des Genitaltrichters Männchen wie Weibchen sich gleich verhalten und den Salmonidenmännchen demnach kein »Urogenitalsinus« zukommt, zeigt sich, daß dieser Genitaltrichter sich beim Weibchen weiter nach vorn mächtig erweitert (Textfig. V, *B*; *GT*), um schließlich wie Textfig. V, *A* zeigt, in die Leibeshöhle zu münden.

Das bis dahin an der ventralen Trichterwand befestigte dorsale Mesenterium (*Ms*) der Textfig. V, *B* ist jetzt nur noch am Darm befestigt und ragt als frei flottierender Faltensaum in die dorsale Leibeshöhle. Infolge der ihm in der Textfig. V, *A* wie zwei Hörner aufsitzenden

medialen Reste der unteren Trichterwand erscheint es gegabelt. Zu bemerken ist noch, daß das bis zur Mündungsstelle charakteristische Trichterepithel ohne scharfe Grenze in das der Leibeshöhle übergeht.

In der Fig. 2 habe ich unter Weglassung der zwischen Harnblase und Genitaltrichter hineinragenden Schwimmblase (*SB* der Textfig. V) zur Veranschaulichung eine schematische Konstruktion derartiger Querschnittserien wiedergegeben.

Bei den männlichen Salmoniden weist der hintere Teil des Genitaltrichters im Vergleich zum Weibchen als einzigen Unterschied



Textfig. V.

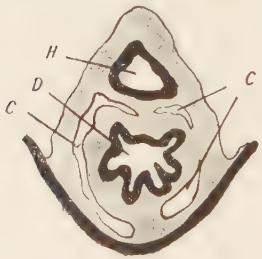
stärkere Falten und, wie Textfig. IV in *a* zeigt, sackartige Ausbuchtungen auf. Weiter nach vorn haben die Wände cavernösen Bau, der immer reichlicher wird (Textfig. VI, *B*). Ungefähr dort, wo beim Weibchen die Trichtermündung sich befindet, ist beim Männchen der Genitalgang geteilt, und die beiden Hälften präsentieren das typische Bild der dreikantigen Teleostierhoden mit weitem Hodencentralkanal (Textfig. VI, *A*, *T*). Fig. 3 gibt eine Konstruktion des Genitalganges beim Männchen.

Meine Untersuchungen über die Anlage des Genitaltrichters, die sich über ein reiches Salmonidenmaterial der verschiedensten Stadien erstreckten, führte zu keinem direkten Befund. Nirgends fand ich eine besondere Anlage, von der aus die Bildung des Genitalkanals ihren

Anfang nehmen könnte. Ich glaubte mich daher zu der Folgerung berechtigt, daß eine solche nicht existiert, daß vielmehr der Kanal von der Leibeshöhle aus seinen Ursprung nimmt. Bei einem 23 mm großen weiblichen Exemplar von *Salmo salar* endigten die beiden durch ein dorsales und ventrales Mesenterium getrennten Leibeshöhlenhälften kurz vor dem After blind lateral vom Darm. Die Anlagen der Genitalfalte erstreckten sich unter der schon ziemlich großen Harnblase hindurch bis zur Stelle, wo die Blase sich zu ihrem Ausführungsgange verengt.

Textfig. VI.

Bei einem 33 mm großen Exemplar, das ich infolge seines Mangels an ausgesprochenen Eiern für ein Männchen halte, fanden sich dieselben Bilder. Die beiden typischen Mesenterien nahmen im selben Verhältnis an Breite und Stärke zu, als das Lumen der beiden Cölomzipfel sich verengerte. Doch zeigten etwa zehn Schnitte dieser Serie eine Unterbrechung des dorsalen Mesenteriums, so daß auf dieser Strecke die Leibeshöhle den Darm von oben her hufeisenförmig umfaßte. Wenngleich keine sicheren Anhaltspunkte gegeben sind, um dieses Verhalten durch Verletzung des hier allerdings noch sehr dünnen Mesenteriums zu erklären, so glaube ich doch, dieser Unterbrechung keinerlei Bedeutung beilegen zu dürfen.



Textfig. VII.

Bei *Salmo fario* von 24 mm Länge war die rechte Leibeshöhlenhälfte kürzer als die linke. Kurz vor ihrem blinden Ende war dieselbe dadurch, daß der Darm seitlich mit der Leibeswand verwachsen war, in eine kleinere dorsale und eine ventrolaterale geteilt. Ein Durchschnitt durch diese Gegend zeigt demnach drei Cölomlumina (Textfig. VII, C). Der dorsale Abschnitt endigte in dem lockeren Bindegewebe zwischen Darm- und Harnblasengang vor dem lateralen. Dasselbe Verhalten wies einige Schnitte gegen den After zu die linke Leibeshöhle auf.

In diesen beiden dorsalen Zipfeln erblicke ich die Anlage des Genitaltrichters. Der weitere Verlauf der Entwicklung stellt sich als einfaches Auswachsen des aus den beiden dorsalen Leibeshöhlenzipfeln entstandenen Bruchsackes dar. Die schon früh auftretende Unpaarigkeit scheint aus der doppelten Anlage unter Konkurrenz zweier sich unterstützender Momente hervorzugehen. Erstens bleibt hier das Mesenterium gegenüber dem Darm zeitweise im Wachstum zurück; ferner bleibt die eine Zipfelanlage (wohl meist die rechte) rudimentär und wird von der sich stark entwickelnden Schwesteranlage zu gänzlicher Bedeutungslosigkeit verdrängt.

Der dorsale Cölomzipfel erfüllt allmählich den ganzen Raum zwischen Harnblase und Enddarm; zugleich wird er dadurch, daß die beiden lateralen Leibeshöhlen in ihrem Wachstum beiderseits zwischen ihn und die Darmwand eingreifen, vom Enddarm abgehoben. Damit ist der fertige Zustand gegeben, wie wir ihn in Textfig. V, *B* und in der schematischen Fig. 2 und 3 vor uns haben.

Inwieweit dieser für die Weibchen gültige Entwicklungsmodus auch für die Männchen zutrifft, habe ich nicht verfolgt. Doch glaube ich nach einigen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß ein Anschluß des Hodens an eine von der Leibeshöhle ausgehende, dem Genitaltrichter der Weibchen entsprechende Bildung nicht vorkommt. Da ich es mir, teils weil meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, teils weil ich eine Überlastung der so schon sehr komplizierten Untersuchungen fürchtete, versagen mußte, die Geschlechtsorgane der männlichen Teleostier überhaupt in den Kreis meiner Betrachtung zu ziehen, so verzichte ich auf den Versuch, eine Erklärung für die — wie aus den beiden Konstruktionen (Fig. 2 u. 3) zu ersehen — vollständig gleiche Erscheinung des distalen Teiles des Genitalganges bei beiden Geschlechtern zu geben. Ich begnüge mich mit der Feststellung, daß auch die männlichen Salmoniden einen, dem der Weibchen ähnlichen Genitalporus besitzen, und daß es also nicht, wie bei den andern Teleostiern im männlichen Geschlecht zu einer Urogenitalverbindung kommt.

Deutung des Genitalporus.

Die vorstehenden Beobachtungen haben unzweifelhaft gezeigt, daß der Genitalporus der Salmoniden durch einen Auswuchs der Leibeshöhle gebildet wird. Felix (9a), der auf Grund von Beobachtungen einen ähnlichen Bildungsmodus annimmt, erklärt in Konsequenz seiner Annahme ebenso wie frühere Autoren aus Unkenntnis der tatsächlichen

Verhältnisse, den Genitalporus für ein Homologon der oben beschriebenen Abdominalporen; da nun bei den Salmoniden aber schon ein paar echter Abdominalporen vorhanden ist, so geht Felix konsequenterweise zur Annahme von ursprünglich in der Mehrzahl vorhandenen echten Abdominalporen über. Er nimmt an, daß ursprünglich der Enddarm durch laterale Verwachsung mit den parietalen Cölomwänden die beiden Leibeshöhlen sich in vier Zipfel teilte. Indem Felix jeden dieser Zipfel selbständig nach außen münden läßt, gelangt er zu ursprünglich vier echten Abdominalporen, von denen die den ventralen Zipfeln entsprechenden vor oder neben dem After, die den dorsalen angehörenden hinter dem After anzunehmen sind. Während nun in der Regel nur ein Porenpaar, das laterale, zur Ausbildung gelangt, kommen bei den Salmoniden alle vier zur Entwicklung. Dadurch aber, daß das dorsale Mesenterium schwindet, fließen die beiden dorsalen Zipfel ebenso wie ihre Poren zusammen. Damit wäre der einfache Genitalgang mit Genitalporus der Weibchen gegeben.

Obwohl diese Auffassung in den vorstehenden Beobachtungen eine scheinbare Stütze erhält, kann ich mich derselben nicht anschließen. Einmal haben wir gesehen, daß wir die Vorstufen der echten Abdominalporen der Selachier und Salmoniden bei den Petromyzonten zu suchen haben. Aber weder bei diesen, auf relativ niederer phylogenetischer Stufe stehenden Tieren, noch bei den Selachiern haben wir auch nur den rudimentärsten Ansatz zur Bildung eines zweiten Porenpaares beobachten können. Auch ist eine derartige Bildung weder bei den den Salmoniden doch so nahe stehenden andern Teleostiern, noch überhaupt bekannt.

Ferner kommt bei den Salmoniden der Genitalporus viel später als die lateralen Abdominalporen zur Ausbildung. Während sich die funktionslosen Abdominalporen in gesetzmäßig festgelegter organischer Entwicklung anlegen, scheint die Eröffnung des Genitalporus nur unter dem Druck der abgelösten reifen Eier kurz vor der Eiablage zu erfolgen. Meine Befunde an vieljährigen Tieren lassen es mir sogar nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß die gewaltsame Eröffnung durch die Eier eine nur vorübergehende sein kann und eine zeitweise Vernarbung der Genitalöffnung Platz greift.

Auch dürfen die den unzweifelhaft echten Poren dieser Tiere entgegenstrebenden Vertiefungen der Oberhaut, von denen beim Genitalporus keine Spur zu finden ist, in diesem Zusammenhang eine diagnostische Bedeutung erlangen.

Ferner: Nach dem von Felix aufgestellten Entwicklungsmodus

haben wir uns ursprünglich vier Leibeshöhlenzipfel mit je einem Abdominalporus zu denken. Diese vier Zipfel sind durch vier Mesenterien, ein dorsales, ein ventrales und zwei laterale getrennt. Während nun die beiden ventralen Cölomzipfel unverändert bleiben, treten die beiden dorsalen nach Schwund des sie trennenden Mesenteriums in den Dienst der Geschlechtsorgane. Der ausgebildete Genitalgang ist demnach begrenzt von den beiden lateralen Mesenterien, der oberen Darm- und dorsalen Cölomwand. Legen wir nun einen derartigen Entwicklungsverlauf der Textfig. V, S. 23, zugrunde, so haben wir in dem Mesenterium (*ms*) und der ventralen Wand des Genitaltrichters eigentlich die beiden lateralen Mesenterien zu erblicken. Da nun aber das Mesenterium (*ms*) der Figur sich deutlich als dorsales Mesenterium charakterisiert und auch wie Textfig. VIII, S. 48 zeigt, mit dem vorderen Dorsalmesenterium (*ms*) in ununterbrochenem Zusammenhang steht, so ist eine Erklärung dieses Verhaltens nur durchführbar bei Annahme von, wenn auch möglichen, so doch unwahrscheinlichen Unterbrechungen, Lageverschiebungen, Drehungen und Wiederverwachsungen. Alle diese Bedenken schwinden, wenn wir im Genitalporus eine Neubildung erblicken, die von einem im Prozeß der Abkammerung befindlichen Teil der Leibeshöhle ihren Ausgangspunkt nimmt und sich, wie dieser Abkammerungsprozeß selbst, bei den Salmoniden erst auf dem Wege zur Fixierung befindet. Wenn danach auch die Bildung des Genitalporus durch ein Derivat der Leibeshöhle in vollständig analoger Weise wie die der Abdominalporen durch die Leibeshöhle selbst erfolgt, so ist doch damit eine phylogenetische Ableitung des Genitalporus von echten Abdominalporen hinfällig. Es erweist sich nur eine Gleichmäßigkeit der Bildung unter gleichmäßigen Bedingungen.

Weitere ergänzende Aufschlüsse über die Natur dieser Neubildung können uns, außer dem in der historischen Übersicht gesagten, die folgenden Untersuchungen über die Oviductentwicklung der Teleostier vermitteln.

II. Oviducte der Teleostier.

Die eigentlichen Oviducte der Salmoniden und deren Entwicklung mußten schon gelegentlich der Untersuchung über den Genitalporus besprochen werden. Hier sind daher nur noch Ergänzungen über das Gesamtverhalten des Geschlechtsapparates nötig.

Die Ovarien zeigen den bekannten Salmonidentypus, wie er in der Textfig. VIII, S. 48 schematisch wiedergegeben ist. Die laterale Keimseite besteht aus vielgestaltigen Lappen (*OL*), die dem mehrschichtigen

Epithel der medialen Seite aufsitzen. Hinter den eiertragenden Lappen gehen die sich stark verjüngenden Ausläufer des Ovars (*oal*) ohne scharfe Grenze in das noch weiter caudalwärts sich erstreckende Mesovarium (*mso*) über und bilden mit ihm einen freien Faltensaum (*F*), der sich lateralwärts umschlagen kann. Die Ansatzstelle dieser gekröseartigen Bindegewebsfalte konvergiert anfangs nur schwach, später aber stark mit der des dorsalen Mesenteriums, bis die beiderseitigen Falten kurz vor der weiten Mündung (*GTO*) des Genitaltrichters (*GT*) in die Leibeshöhle in dem Mesenterium auslaufen (Punkt *X*).

Wenn sich auch meine Beobachtungen mit den Weberschen Angaben nicht vollständig decken, so läßt sich wohl nicht bezweifeln, daß der oben beschriebene Genitaltrichter mit der von Weber als gemeinsamer Ausführungsgang der Peritonealtrichter beschriebenen Bildung identisch ist. Obschon nach Weber die Peritonealtrichter je nach der Species eine verschieden starke Ausbildung erlangen können, so ist doch unter Hinweis auf die Textfig. V zu bemerken, daß nach diesem Autor eine doppelte Trichtermündung in die Leibeshöhle anzunehmen ist. Weil das in den von mir beobachteten Fällen keineswegs zutraf, so vermied ich schon aus diesem Grunde die Bezeichnung »Peritonealtrichter«. Da demnach das von mir beschriebene Gebilde nur mit dem gemeinsamen Mündungsgang der Weberschen Peritonealtrichter identisch sein kann, wählte ich im Vorstehenden unter Hinweis auf die Funktion den Namen Genitaltrichter. Mein eigentlicher Zweck ist dabei, die, wenn auch noch so leisen, mir aber wesentlich erscheinenden Unterschiede in der Beobachtung nicht durch gleiche Benennungen zu verwischen, bevor durch eine allgemeine Diskussion die Konturen gegenseitiger Meinung scharf und klar ausgezogen sind.

Vorerst sei nochmals erwähnt, daß der Oviduct der Salmoniden keiner besonderen Anlage im Peritoneum entstammt, sondern eine von der allgemeinen Leibeshöhle ihren Ursprung nehmende Neubildung darstellt.

Teleostier mit Ovarialhöhle.

Über Anlage und Entwicklung der Ovarialhöhle ist alles Wesentliche in der einleitenden Übersicht enthalten. Nach meinen eignen Untersuchungen kann ich die Theorie von Brock und Mac Lead über die Entstehung der eigentlichen Ovarialhöhle voll und ganz anerkennen. Insbesondere decken sich meine Befunde mit den Beobachtungen von Jüngersen. Bei *Gasterosteus aculeatus* erfolgt die Anlage und Ausbildung der Ovarialhöhle genau nach dem von Jüngersen bei *Acerina*

vulgaris und *Zoarces* festgelegten entoovarialen Typus: In der bis dahin kompakten Genitalfalte tritt auf der lateralen Seite in unmittelbarer Nähe der dem Mesovarium entgegengesetzten ventralen Kante der Gonade eine Furche auf, die sich vertieft und deren Ränder miteinander von vorn nach hinten fortschreitend verwachsen und so schließlich im Bereich des ganzen Ovars einen abgeschlossenen Kanal, die Ovarialhöhle, bilden. Bei *Rhodeus amarus*, *Gobio fluviatilis*, *Leuciscus rutilis* und *Phoxius laevis* hinwiederum fand ich den Verlauf der Bildung der Ovarialhöhle genau so wie ihn JÜNGERSEN bei *Rhodeus*, *Gobio* und *Esox* beschrieben hat, und der von diesem Forscher als parovarialer Entwicklungsmodus charakterisiert wurde. Die bandförmige Genitalfalte schlägt sich lateralwärts um, verwächst mit ihrer äußersten Kante und der lateralen Cölomwand und bildet so einen Kanal, der sich an beiden Enden schließt. Mit diesen Entdeckungen ist die ontogenetische Abstammung desjenigen Teiles des Eierstockkanals der Teleostier festgelegt, der sich im Bereich der ursprünglichen Keimdrüse befindet und den ich bisher als »Ovarialhöhle« bezeichnet habe. Wenn sich auch im fertigen Zustande der gesamte Eierstockkanal von seinem cranialen Ende bis zu seiner caudalen Mündung nach außen als einheitliche Bildung präsentiert, so bleibt doch die Frage, ob diese Einheitlichkeit auch in genetischer Beziehung vorliegt. Da nun, wie oben ausgeführt, einerseits nach dem Vorgange von JÜNGERSEN die meisten neueren Autoren eine selbständigere Anlage des hinteren Teiles der Ausführwege der Eier annehmen und somit den gesamten Ovarialkanal aus einer Ausgliederung von besonderen selbständigen Oviducten an die Ovarialhöhlen erklären, anderseits FELIX die Gesamtbildung aus einer Angliederung eines hinteren Leibeshöhlenabschnittes an die vordere Ovarialhöhle sich entstanden denkt, so wählte ich, um eine jedesmalige Erklärung zu ersparen, für die Gesamtheit der eiausführenden Wege die Bezeichnung »Ovarialsack«, während ich als Ovarialhöhle nur diejenigen Teile des Kanals bezeichne, die nachweisbar aus abgekammerten Cölomabschnitten hervorgehen.

Es gilt also nunmehr festzustellen, wie die fertige Ovarialhöhle sich weiter entwickelt und vor allem, wie die Kommunikation derselben mit der Außenwelt bewerkstelligt wird.

Gasterosteus aculeatus.

Durch JÜNGERSEN wissen wir, daß die Bildung der Ovarialhöhle bei *Gasterosteus* nach dem entovarialen Typus erfolgt. Auf Taf. II

ist in Fig. 6—10 eine Querschnittserie von einem 13 mm großen Jungen wiedergegeben, die diesen Vorgang illustriert. Die Ovarien beginnen unter dem hinteren Ende der Schwimmblase und erstrecken sich bis unter die Harnblase. Sie sind in ihrem kranialen Teil in ziemlichen Abstand vom Mesenterium an der Schwimmblase und weiter hinten unter den primären Harnleitern befestigt (Fig. 6 u. 7); afterwärts nähern sie sich dem Mesenterium immer mehr, um schließlich im dorsalen Teil des breiten Mesenteriums (Fig. 8) zu einer einheitlichen Masse zu verschmelzen (Fig. 9). Noch weiter caudalwärts verjüngt sich dieser Eierstockstrang stark, um sich schließlich als dünner Streifen großkerniger Zellen hinter den blinden Enden der Leibeshöhle im Afterpfropf ungefähr unter der Einmündung der Harnleiter in die Harnblase zu verlieren (Fig. 10). Nach vorn zu ist der rechte Eierstock länger als der linke. Die in der vorderen Hälfte schon vollständig geschlossene Ovarialhöhle ist von einem platten Epithel ausgekleidet. Sie hat eine laterale Lage und mündet vorn blind. Die Ovarien, deren Querschnitt hier stark keulenförmig ist, verjüngen sich cranialwärts von diesem blinden Ende rasch und verlaufen im Peritoneum als zwei Genitalstreifen, in denen die Geschlechtszellen je weiter nach vorn sich um so weniger entwickelt zeigen. In der caudalen Hälfte der Ovarien finden wir die Höhle noch als eine tiefe Furche der lateralen Eierstockseite (Fig. 7). Nach hinten zu nimmt aber die stärkere Masse der medialen Ovarialwand ab, und dadurch erhält die Furche hier eine mediale Lage (Fig. 8). Mit dem Verwachsen der beiderseitigen Genitalanlagen gehen die Furchen wieder in geschlossene Röhren über, die blind im Genitalstrang endigen. Wie aus der ungleichen Größe der beiden Lumina in Fig. 9 zu ersehen, ist hinten die rechte Röhre etwas kürzer als die linke. Schema 6, S. 17, stellt dieses Stadium dar.

Die in diesem Stadium noch offene Ovarialhöhle schließt sich bald ganz. Während die Eier rasch heranwachsen und durch die Bildung der Dottermassen ihrem fertigen Zustand entgegenreifen, erweitert sich die Ovarialhöhle. Im vorderen Teil behalten wie bisher sämtliche Ovarialwände ihre keimbereitende Tätigkeit; weiter nach hinten lokalisiert sich die eiertragende Ovarialmasse auf die dorsale Wand, während der übrige Teil des Eierstocks aus starken bindegewebigen Wänden gebildet wird. Mit dem weiteren Auswachsen verdünnen sich diese Wände noch und gehen dabei in membranöse epitheliale Hüllen über. Die hier mit breiter Basis den beiden primären Harnleitern anliegenden Ovarien rücken einander näher, bis erst ihre Massen und dann auch ihre Lumina durch Verschwinden des zwischen

ihnen gelegenen Bindegewebes und Ovarialstromas zu einem einheitlichen Sacke verschmelzen. Die Abbildungen 11—15 stammen von einem 23 mm großen Exemplar, dessen Ovarialhöhle sich in dem eben beschriebenen Stadium befindet. Das Sacklumen hat die eiertragende Fläche in seinem Wachstum überholt, so daß ein Querschnitt durch diese Stelle (Fig. 13) den Ovarialsack nur von Wänden gebildet erscheinen läßt, deren Zellen ausschließlich den Charakter indifferenter Peritonealzellen tragen. Ein Vergleich dieser Figur mit der derselben Stelle des vorhergehenden Stadiums entsprechenden Fig. 10 erinnert aber daran, daß die Genitalanlage sich über diese Stelle hinaus erstreckt. Dies bestätigt uns der noch weiter zurückliegende Schnitt der Fig. 14. Von der linken Leibeshöhle ist nur noch ein dorsaler Zwickel *C* vorhanden; die rechte hat sich in einen sehr schmalen Spalt zusammengezogen. Das Lumen des Ovarialsackes *OH* präsentiert sich als ein die ganze Breite des Afterpfropfes durchquerender Blasengang, der von der über ihm lagernden Harnblase zusammengedrückt ist. In der dorsalen Wand dieser Gegend finden sich spärliche große Zellen, die ich ohne Bedenken für sich entwickelnde Ureier ansehe (Ei der Fig. 14).

Noch weiter zurück ist der Cölomrest verschwunden und der Ovarialsack ist mit seinem breiten Lumen ganz in das starke Bindegewebe zwischen Blasenurethra und After eingebettet (Fig. 15). Hier endigt er blind.

Die nächst älteren Stadien bieten nichts wesentlich Neues. Mit dem Anwachsen der Eimasse schwillt der ganze Ovarialsack an. Sein Lumen dehnt sich und dringt weiter nach hinten. Auch in den bis dahin scheinbar indifferenten distalen Teilen der Dorsalwand beginnen sich die Zellen zu Eiern zu differenzieren, so daß beim auswachsenden Tier die Eierstocksmasse bis an das blinde Ende des Sackes reicht. Die Fig. 16 und 17 zeigen Bilder, wie sie Querschnitte durch geschlechtsreife ausgewachsene Tiere zeigen. Bei *A* in Fig. 16 sind die auslaufenden Afterfalten noch getroffen. Der zweite Ovarialsack erfüllt den Raum bis zur Harnblase. In der rechten Dorsalecke (*Ei*) sehen wir den Anschnitt eines voll ausgebildeten jungen Eies. Soweit nach hinten erstreckt sich die Ovarialmasse. Unmittelbar danach endigt der Sack blind. Zuweilen ist er so stark an die Gewebsmasse des hier in stark nach hinten convexen Bogen herabsteigenden Harnblasenganges gepreßt, daß er ihn noch halbwegs umgreift. Der kurz auf Fig. 16 folgende Schnitt Fig. 17 zeigt dieses Verhalten. Die diesem Umstand zuzuschreibende Paarigkeit der Ovarialzipfel ist daher auf diesem Schnitt eine rein zufällige und ohne weitere Bedeutung.

Zum Schluß erwähne ich, daß es mir unter all der großen Zahl der untersuchten Objekte, bei denen bis zu 4 cm große Weibchen sich befanden, nicht gelang, einen Durchbruch des Ovarialsackes nach außen zu beobachten. Da nun der Stichling nur 3 Jahre alt werden soll, so ließe sich dieses Verhalten dadurch erklären, daß es nur zu einer einperiodigen Eiablage käme. Doch bin ich sonst auch hier nicht abgeneigt, eine Vernarbung des Genitalporus nach erfolgter Eiablage anzunehmen.

An den hiermit abgeschlossenen Beobachtungen an *Gasterosteus* findet sich nichts, was auf eine Anlage von selbständigen Oviducten schließen läßt. Im Gegenteil: eine derartige Anlage ist vollständig ausgeschlossen. Wie die nach dem entovarialen Bildungsmodus von der allgemeinen Leibeshöhle abgekammerte Ovarialhöhle nach vorn in die Genitalfalte hinein fortwächst, so stellt sich auch die Ausbildung ihres distalen Abschnittes als ein einfaches Auswachsen dar, das im Rhythmus des Allgemeinwachstums des Tieres erfolgt. Anders läßt sich das Auftreten von Genitalzellen und Eiern bis in die hintersten Teile der Dorsalwand nicht erklären. Für *Gasterosteus* dürfte daher jede Beteiligung von unabhängig von der Ovarialhöhle entstehenden, selbständigen Eileitern am Aufbau des Ovarialsackes ganz und gar auszuschließen sein.

Phoxinus laevis.

Über die Entwicklung der Ovarien bei *Phoxinus laevis* liegen Beobachtungen von Vogt (26) und Guido Schneider (20) vor. Während ersterem die Entstehung des Eierstockkanals unbekannt blieb, beschreibt Schneider eine solche, die von dem auch für *Phoxinus* von Jüngersen angenommenen parovarialen Bildungsvorgang stark abweicht.

Nach Schneider bestehen bei Fischchen bis zu 10 mm Länge die Ovarialanlagen in verdickten Streifen des dorsalen Peritoneums, die sich bei ihrem weiteren Wachstum »lateralwärts unter der Schwimmblase, dem Peritonealüberzug derselben dicht anliegend, ausbreiten, bis sie die Leibeswand erreichen«. Hier »verwächst der laterale Rand des Ovariums mit der Leibeswand«. »Sobald dieser Moment (bei 14—15 mm Länge) eingetreten ist, scheint seröse Flüssigkeit zwischen das Peritonealepithel und das demselben bis jetzt fest anliegende Ovarium einzudringen, so daß das Ovarium vom Peritoneum abgedrängt wird und zwischen beiden ein spaltförmiger Hohlraum entsteht, der bald sehr weit wird und den Ovarialkanal darstellt. Nur an seinen beiden Rändern, die sich zu dünnen Ligamenten ausziehen, bleibt das

Ovarium am Peritonealüberzug der Schwimmblase einerseits und der Leibeswand anderseits befestigt« (S. 5). In dieser seiner Beobachtung erblickt SCHNEIDER eine Bestätigung der Angabe von C. VOGT, nach der sich wie bei *Phoxinus* «aucune trace d'un recoquillement des bords pour former un canal» nachweisen läßt, und der SCHNEIDER Seite 3 ausdrücklich zustimmt. Demgegenüber muß ich bemerken, daß in den von mir beobachteten Fällen die Bildung der Eierstockshöhle nach dem reinen parovarialen Entwicklungsmodus erfolgt. Bis zu der Größe von 14 mm erscheint die Genitalfalte kompakt. Ihr Aussehen entspricht der SCHNEIDERschen Beschreibung der jüngeren Stadien. Bei Jungen von 16—19 mm ist die Genitalfalte an ihren beiden Enden eine Strecke weit mit der Leibeswand verwachsen, während die mediale Partie eine zwischen Peritoneum und Genitalfalte gelegene Rinne aufweist. Die schon geschlossenen Teile des Ovarialkanals kommunizieren noch an beiden Enden mit der Leibeshöhle und verlaufen in sich abflachende Rinnen. Es ist also noch zu keinem Abschluß der Enden und daher zu keinem in der Genitalfalte blind endigenden Ovarialkanal gekommen. Dagegen treten, cranialwärts von der parovarialen Kanalanlage, zwischen dem in der Regel dem Peritoneum dicht anliegenden kompakten Ovarium und der Peritonealwand spärliche, diskontinuierliche Lichtungen auf, die aber wohl in der Annahme, daß hier die Genitalfalte nicht so innig dem Peritoneum anhaftet, eine ungezwungene Erklärung finden. In den Fig. 19 und 20 sind Querschnitte abgebildet, die durch die Vorderenden des Ovariums eines in diesem Stadium befindlichen Tieres führen. Da rechts das Ovar sich weiter nach vorn erstreckt als links, so zeigt Fig. 19 in *a* eine der ventralen Schwimmblasenwand dicht angepreßte solide Genitalfalte, während *h* einen durch Verwachsen der Ovariumkante mit der lateralen Seitenwand abgeschlossenen Kanal darstellt. Dieser Ovarialkanal erweist sich in seinem weiteren Verlauf als typisch parovarial. Die schon in Fig. 20*b* sich gegen das Ovarium stark absetzende Verwachsungsbrücke ist, wenige Schnitte afterwärts unterbrochen oder besser gesagt, noch nicht ausgebildet, so daß von hier ab auf eine lange Strecke eine offene Rinne zu finden ist. Das Ovarium *a* dieses Schnittes zeigt dieses Bild. Doch haben wir es hier, wie ein Blick auf den vorhergehenden Schnitt in Fig. 19 zeigt, mit der vorderen Mündung einer, wie oben geschildert, vorn noch nicht geschlossenen Höhle zu tun. Der laterale Wulst (*rs*) erinnert zwar an den von JÜNGERSEN bei *Gobio fluviatilis* beobachteten lateralen Streifen, ist aber hier keineswegs mit einer Oviductanlage in Zusammenhang zu bringen da er ja nach

vorn weist und als eine Spannungsfalte zu erklären ist, die durch Zug des infolge der regen eibildenden Tätigkeit sicher unter starken Spannungszuständen befindlichen Ovars noch eine kleine Strecke über die Anwachsungsstelle hinaus hervorgerufen wird. Auf den folgenden, bis Fig. 30 derselben Schnittserie entstammenden Abbildungen ist das rechte Ovarium nicht mehr gezeichnet, weil es in keiner Hinsicht vom parovarialen Bildungsmodus differiert. Das linke Ovarium hingegen weist eine interessante Komplikation dieses Vorganges auf.

In den auf Fig. 19 folgenden Schnitten ist das Ovarium mit der lateralen Bauchwand verwachsen (Fig. 21). Es stellt ein breites, ausgespanntes Band dar, das den dorsalen Leibeshöhlenwinkel mehr oder minder horizontal abschließt (Fig. 22). Weiter caudalwärts verbreitert sich dieses Band noch bedeutend, indem die laterale Befestigungsstelle fixiert bleibt, dagegen die mediale, dem Mesovarium entsprechende, sich entlang der Schwimmblasenwand bis zur Mittellinie vorschiebt (Fig. 23—25). Das dorsale Darmmesenterium ist an dieser Stelle infolge der Schlingenbildung des Darmes verschwunden. Die in den Abbildungen mit *i* bezeichneten Gewebsmassen sind das von Vogt und Schneider beschriebene, dem Darm aufsitzende Fettgewebe. Es füllt hier die ganze Leibeshöhle und ist mit dem zum größten Teil noch aus indifferenten Peritonealzellen bestehenden Ovarium so dicht verwachsen, daß die Bestimmung der beiderseitigen Grenzen nicht immer möglich ist. In der von großmaschigem Fettgewebe umhüllten Schwimmblasenwand sieht man ein dichtes Capillarnetz ziehen, das durch die mediale Ansatzstelle mit den Blutgefäßen der Gonade (*Gv*) kommuniziert (Fig. 23 u. 24). Während der mediale Teil der Genitalfalte (*Ov*) sich stark entwickelt, nimmt im lateralen, den ganzen Darm in weitem flachem Bogen überspannenden Teil die Ovarialmasse rasch ab (Fig. 25), so daß er nur noch als dünnes Ligament, der mediale Teil hingegen als dicker Wulst erscheint. Dies ist auf der folgenden Fig. 26 in noch stärkerem Maße der Fall. Die ganze Ovarialmasse scheint hier in das Mesovarium und seine stark verbreitete Ansatzstelle verschoben. Die beiden Anheftungsstellen des im Durchschnitt eine einfache, aber tiefe Schlinge bildenden Ovars haben sich einander genähert. Die ganze Gonade nimmt jetzt eine schiefe Lage ein, die die Fortsetzung des medialen Teiles als dorsale, die des lateralen Abschnittes als ventrale Wand erscheinen läßt (Fig. 26). Die Gewebsverminderung in diesem ventrolateralen Teil schreitet rasch fort, und der Zusammenhang mit der Peritonealwand hört auf (Fig. 27). Auf diesen und den folgenden Schnitten (bis Fig. 29) erscheint dieser Teil nur noch als freie, lateral-

wärts umgeschlagene Falte, die mit einer kurzen Rinnenbildung (Fig. 29) in die Gonadenspitze ausläuft. Von hier ab zeigen Querschnitte das Ovar mit der bekannten keulenförmigen Gestalt (Fig. 30). Die allgemeinen Lageverhältnisse kurz vor dem caudalen Ende der Ovarien sind aus der Orientierungsfig. 31 zu ersehen. Während das rechte Ovar die normale Lage einnimmt, zeigt das linke als Resultat des eben geschilderten abweichenden Verlaufs eine nahezu mediane Lage und eine Stellung, die der normalen insofern direkt entgegengesetzt ist, als die Genitalfalte nicht lateralwärts, sondern medianwärts angeschlagen erscheint. Die Kenntnis dieses Falles erspart mir wohl eine Diskussion der Abhebungstheorie SCHNEIDERS. Doch glaube ich mit der Annahme nicht fehl zu gehen, daß auch in den von SCHNEIDER beobachteten Fällen der Ovarialkanal mit der lateralen Verwachsung fertig gebildet ist, aber infolge des Druckes, den der Darmtractus und seine Anhänge gerade bei *Phoxinus* bei den engen Verhältnissen ausüben, nicht zur Beobachtung gelangt.

In dem oben geschilderten Fall haben wir es ohne Zweifel mit einer Verzerrung des echten parovarialen Entwicklungsganges zu tun. Die ursächlichen Momente für diese Störung des normalen Verlaufs glaube ich in den Mesenterial- und Blutgefäßverhältnissen suchen zu müssen. Mit der Bildung der Darmschlinge erleiden die bis dahin einfachen Verhältnisse des den Blutgefäßen als Leitungsbahn dienenden Dorsalmesenteriums entsprechende Abänderungen. Es bilden sich neue Bindegewebsbrücken zwischen Darm und Dorsalwand, während das ursprüngliche Mesenterium Unterbrechungen erleidet. Die an solchen Unterbrechungsstellen durchwachsenden Blutgefäße ziehen nun nach Schwund des Gekrösegewebes frei durch die Leibeshöhle, bis wieder neue Gewebsfalten sie umranken. Setzen wir nun den Fall, daß eine solche Bindegewebsfalte an die Genitalanlage befestigt ist, so bildet demnach die Gonade an solcher Stelle einen mechanischen Bestandteil eines neuen Mesenteriums. Bei ihrer späteren Entwicklung kann ihr dadurch leicht eine sie aus der geraden Normallage ablenkende, den sie durchwachsenden Blutgefäßen entlang führende Wachstumsrichtung gegeben werden. In Fig. 20*b* ist bei dem ganz normalen Ovarium eine solche blutgefäßführende Gewebsfalte *F* zu sehen. Auch scheinen die bei Besprechung der Fig. 21—25 erwähnten Blutgefäße durch Gonade und Fettgewebsbrücke hindurch mit den Darmvenen zusammen zu hängen. Da ich auch bei *Tinca* derartiges beobachtete, so scheint mir die vorstehende Erklärung nicht ganz des realen Untergrundes zu entbehren.

Jedenfalls haben wir es mit einem parovarialen Eierstockskanal zu tun, der an seinen beiden Enden noch in die Leibeshöhle übergeht. Von der Anlage eines Eileiters ist in diesem Stadium noch nichts zu sehen.

Auch über die Entstehung der Oviducte liegen Beobachtungen von Schneider vor, die ich auch hier im wörtlichen Auszug meinen eignen Untersuchungen voranstellen will. Nach Schneider erfolgt die Oviductanlage bei *Cobitis taenia* und *Phoxinus laevis* auf gleiche Weise. Die geschlossene, sehr weite »Ovarialhöhle wird nach hinten flacher, verliert zuletzt ihr Lumen und von ihrem Ende bis in die Nähe der Mündung der vereinigten Ureteren oder Harncloake läßt sich ein mehr oder minder breiter Strang von Zellen nachweisen, die sich stärker als das sie umgebende Bindegewebe färben. Ungefähr in der Mitte zwischen dem Ende der Ovarialhöhle und der Mündung der Harncloake sieht man im besagten Zellstrang Höhlungen auftreten — meist unpaar, doch bisweilen auch paarig —, die zu einem Kanal verschmelzen, der sich nach vorn und hinten weiter, wie es scheint, durch Auseinanderweichen der ihn bildenden Zellen, fortsetzt«. Während »der Durchbruch der Oviducte in die Ovarialhöhle sehr bald erfolgt«, »läßt der nach außen lange auf sich warten und scheint bei *Phoxinus* nicht vor Beendigung des dritten Lebensjahres zu erfolgen« (Fig. 20, S. 7).

Die von mir untersuchten Stadien entsprachen den Größen 22 bis 24 und 32 bis 43 mm; doch stehen gerade bei *Phoxinus* Größe und Entwicklungsstadium in keiner konstanten Proportion. Vielfach trifft man größere Exemplare in verhältnismäßig niederen Entwicklungsphasen.

Im allgemeinen stimmt der von mir beobachtete Entwicklungsgang mit den Schneiderschen Angaben überein. Besonders in betreff der die gemeinsame Fortsetzung der beiden Ovarien bildenden Genitalstranges kann ich Schneiders Schilderung bestätigen. Die diesbezüglichen Fig. 32—36 und schematische Fig. 18 sind angefertigt, bevor ich Einsicht in die Schneidersche Arbeit genommen hatte. Sie entstammen einem jungen Tiere von 32 mm Größe. Fig. 32 gibt einen Querschnitt durch das hintere Drittel der beiden Ovarien wieder. Im Gegensatz zu *Gasterosteus* ist hier nur die ventrale Ovarialwand eitragend. Wie schon von Jüngersen ausgeführt, ist diese Verschiedenheit die natürliche Folge der Verschiedenheit zwischen parovarialer und entovarialer Höhlenbildung. Die Ovarialmassen des zu besprechenden Stadiums sind reich gelappt und durchklüftet; die von der medialen Ansatzstelle am meisten entfernten Teile sind am weitesten entwickelt.

Die beiden Ovarien liegen einander in der Medianlinie so dicht an, daß ihre Scheidewand als direkte Fortsetzung des Dorsalmesenteriums erscheint. Alle Epithelien, auch die der Ovarialhöhle, sind stark mit Pigment durchsetzt. Weiter caudalwärts wird die Verwachsung der beiden Ovarialmassen immer inniger, die sie trennende Wand verschwindet, so daß die beiden Höhlen ineinander überfließen. Dadurch, daß das linke Ovar sich vor dem rechten verjüngt, kommt das Bild des Querschnittes 33 zu stande. Die Ovarialhöhle ist von den primären Harnleitern durch ein mächtiges Fettgewebe getrennt, in dem weiter vorn die Schwimmblase eingebettet ist. In der dieses Fettgewebe trennenden Bindegewebsfortsetzung der geschwundenen medialen Ovarialwand ist ein starkes Venengefäß längs getroffen. Desgleichen zeigt das Mesenterium quergeschnittene Blutgefäße.

Etwas weiter caudalwärts erscheinen die beiden Ovarien wieder getrennt. Wie Fig. 34 zeigt, ist das vorhin erwähnte Venengefäß jetzt tiefer, zwischen beiden Ovarien zu finden. Während rechts noch eine weite Ovarialhöhle ihr Lumen zeigt, endigt die linke an dieser Stelle blind. Ihr doppeltes Lumen ist auf eine scharfe Kante zurückzuführen, die das blinde Ende einkerbt. Unter dieser linken Ovarialhöhle ist ein von einem starken cylindrischen Epithel umgebenes zweites Lumen zu erblicken. Dasselbe gehört einem wie ein Bläschen in die Ovarialmasse eingebetteten Kanälchen an, das nach allen Seiten abgeschlossen ist. Einige Schnitte weiter zurück, ungefähr unter dem Vereinigungspunkt der beiden primären Harnleiter, hört auch die rechte Ovarialhöhle auf; das Venengefäß ist nach seiner Kommunikation mit den Mesenterialgefäßen verschwunden, und die beiden verschmolzenen Ovarialmassen stellen eine breite Schicht dar (Fig. 35). Überall in dieser mächtigen Genitalzellenanlage treten mehr oder minder stark gewundene Kanälchen von der eben beschriebenen Art auf. Die meisten derselben haben kein sichtbares Lumen. Der ganze Habitus dieser Gebilde ist genau der von abgeschlossenen Urnierenkanälchen. Im Ovarialgewebe sind helle Zonen mit blasigen Kernen zu finden, die auf eben sich differenzierende Eier hinweisen. Mit dem Aufhören der Leibeshöhle wird die Genitalschicht vom Bindegewebe des Afterpfropfes ganz umhüllt. Sie zieht sich in einen deutlichen Strang aus, der sich verjüngend dem Harnblasengang nähert (Fig. 36) und in unmittelbarer Nähe der Schleimhaut desselben ausläuft. Die auf Grund dieser Querschnitte aufgestellte Konstruktion der Fig. 18 macht wohl weitere Erläuterungen entbehrlich.

In älteren Stadien hat sich die Ovarialhöhle stark entwickelt.

Der Genitalstrang läßt sich nicht mehr so weit caudalwärts als solcher erkennen. Die Wände des Ovarialsackes bestehen nur aus dünnen Lamellen, so daß in ihrem nicht mehr keimbereitenden caudalen Abschnitt die Ovarialhöhle sich durch Spaltung des Peritoneums bis zu ihrem späteren Durchbruch noch zu verlängern scheint. Doch konnte ich noch bei einem 42 mm langen Tier die dickere ventrale Wand bis zum blinden Ende des Sackes als eine von dem umgebenden Bindegewebe differente Zellschicht erkennen. Die Ovarialhöhle war hier weit über die Anlagestelle der Kanälchen hinausgewachsen, und von diesen selbst nirgends eine Spur zu finden. Ein weiteres Wachstum ist von diesem Stadium ab nur durch caudalwärts gerichtetes Auswachsen der Ovarialhöhle in das lockere Bindegewebe des Afterpfropfes zu erklären.

Von *Gasterosteus* unterscheidet sich demnach wie aus vorstehenden Angaben zu ersehen, *Phoxinus* durch die Bildung der Kanälchen und durch den Umstand, daß nur der vordere Teil der ursprünglichen Genitalanlage sich zum reifen Ovar entwickelt. Aber gerade der Umstand, daß wir es hier mit der Ausbildung eines deutlichen Genitalstranges, der unzweifelhaft derselben Anlage wie die später eiertragende Ovarialwand entstammt, zu tun haben, beweist, daß wir es hier mit genau denselben Verhältnissen wie bei *Gasterosteus* zu tun haben. Damit wäre die Frage nach der Selbständigkeit der Oviducte erledigt, wenn nicht durch die Bildung der Kanälchen ein Faktum gegeben wäre, das geeignet ist, ein neues Moment in die Diskussion zu bringen. Da ich aber bei meinen diesbezüglichen Argumentierungen des gesamten Vergleichsmaterials meiner Untersuchungen, besonders der jetzt zu besprechenden Beobachtungen an *Gobio fluviatilis* bedarf, so verweise ich auf den allgemeinen Teil und begnüge mich hier damit, auf die offene Frage hingewiesen zu haben.

Gobio fluviatilis.

Anlage und Ausbildung der Ovarien dieses Teleostiers ist von Jüngersen genau beschrieben. Wie alle Cyprinoiden folgt auch der Greßling dem parovarialen Typus. Über die Anlage der Oviducte schreibt Jüngersen (S. 145): »Bei einem Jungen von 22 mm Länge öffnet sich das Ovarium lateral, jedoch nur auf eine kürzere Strecke, und hinter diesem offenen Teil kommt nun ein ganz kurzer geschlossener, dessen Höhle sich trichterförmig in den genannten Streifen im Peritoneum fortsetzt; darin haben wir augenscheinlich die Anlage des Oviductes vor uns.« Ich verweise auf die Übereinstimmung dieser An-

gaben mit den oben geschilderten Verhältnissen von *Gasterosteus* (Fig. 6—10, 20). Dann fährt Jüngersen fort: »Der so angelegte Oviduct ist noch sehr kurz und scheint durch Spaltung im verdickten Peritonealepithel entstanden zu sein.« Diese Meinung stützt er auf seinen Befund an einem 26 mm großen Individuum, bei dem sich »die Bildung durch Spaltung« dadurch dokumentiert, daß man an mehrere Stellen »zwei oder drei kleine Hohlräume nebeneinander sieht, welche vorn zusammenfließen«. Obwohl es aus dem Text nicht ganz ersichtlich ist, glaube ich doch, daß auch die weitere Schilderung sich auf dieses Stadium bezieht. Danach sind »die Vorderenden der beiden Oviducte durch Spaltung des zwischen ihnen ursprünglich sich befindlichen Gewebes zu einer Höhle vereinigt«, und »die Ovarien vollkommen geschlossen«.

Die in meinen Fig. 37—42 abgebildeten Querschnitte gehören einer Schnittserie von einem 27 mm langen Weibchen an. Sie entsprechen ungefähr dem von Jüngersen beschriebenen Stadium. Die Ovarialmassen sind nach hinten zu in der Medianlinie zu einer breiten Zellschicht verschmolzen, so daß diese sich wie ein mächtig verdickter Peritonealstreifen darstellt. Die geschlossenen Ovarialhöhlen setzen sich in einen gemeinsamen breiten Gang in diese Streifen fort (Fig. 37). Wie schon von *Phoxinus* bekannt, hängt auch hier der Ovarialsack inmitten des auch die Leibeshöhle erfüllenden Fettgewebes (*fi*) an einem in der Fortsetzung des Mesenteriums (*Ms*) liegenden Bindegewebsstreifen, der Gefäße führt. Sechs Schnitte weiter zurück ist das Fettgewebe größtenteils verschwunden. Die vorher einheitliche Zellschicht im Peritoneum erscheint hier durch den die Blutgefäße führenden Bindegewebsstrang in zwei Hälften getrennt, von denen eine jede eine Fortsetzung der Ovarialhöhle enthält (Fig. 38 u. 39). Stellenweise sind ihre Wände so aneinander gepreßt, daß man nur mit Mühe ihre Grenzen unterscheiden kann. Auch kann hierdurch leicht, wie die rechte Seite von Fig. 38 zeigt, der Eindruck von nebeneinander sich befindenden diskontinuierlichen Lichtungen hervorgerufen werden. Die erwähnten Blutgefäße ziehen durch zehn Schnitte in der Dorsalwand in horizontaler Richtung einher, bis sie in einem senkrechten starken Venenast münden. Auf dieser ganzen Strecke weisen die dicken Streifen im Peritonealepithel das in den beiden Figuren abgebildete Verhalten auf. Nach dem Verschwinden der Blutgefäße werden die Streifen im Peritoneum wieder stärker. Die weiter vorn zu engen Spalten zusammengepreßten Kanäle treten wieder als weite Höhlen (*OII*) auf. Sie rücken, wie die 15 Schnitte hinter Fig. 39 liegende

Fig. 40 zeigt, einander näher, um nach weiteren drei Schnitten schließlich sich wieder zu einem breiten gemeinsamen Gang mit weiter Höhle zu vereinigen (Fig. 41). Die Leibeshöhle (*c*) stellt hier nur noch zwei laterale Zipfel dar. Die dorsale Darmwand ist mit breiter Basis mit dem Ovarialsack und damit mit der Harnblase zum Afterpfropf verwachsen. Die Ovarialhöhle setzt sich in dessen Bindegewebe nach hinten fort, um in zwei längeren Zipfeln blind zu endigen (Fig. 42). Die ganze von Fig. 37 —42 abgebildete Strecke hat eine Länge von 500 μ.

Indem ich auf die Übereinstimmung meiner Fig. 38 und 39 mit der von JÜNGERSEN in seiner Fig. 44 gegebenen Abbildung hinweise, erinnere ich zugleich daran, daß dieser Forscher gerade bei *Gobio fluviatilis* eine durch Gewebsspaltungen im Peritonealstreifen eingeleitete selbständige Entstehung eines von der Ovarialhöhle unabhängigen Oviductlumens beschrieben hat. Seine eben erwähnte Fig. 44, die übrigens einem mit dem meinigen wohl nahezu gleich alten Individuum von 26 mm Länge entstammt, soll diesen Spaltungsprozeß illustrieren. Demgegenüber weise ich schon hier darauf hin, daß die geschilderten Verhältnisse sich einfach als eine natürliche Folgeerscheinung einer Kollision der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle mit dem mächtigen, senkrechten Blutgefäßstrang zu erklären sind. Der von mir abgebildete Befund ist für diese Deutung insofern günstiger, als die den Gefäßstrang in zwei schmalen und engen Spalten umwachsende Ovarialhöhle sofort hinter diesem konsistenten Strang sich wieder als einheitliche weite Höhle, die nach hinten auswächst, präsentiert. Auch die beiden blinden Zipfel können unmöglich in paariger Oviductanlage des Peritoneums ihren Ursprung haben, da, wie aus der Fig. 41 und besonders Fig. 42 zu ersehen, sie in keiner Beziehung mehr zu dem Peritoneum der lateralen Cölomzipfel stehen. Eine ungezwungene Erklärung für das Vorhandensein dieser beiden Zipfel ergibt sich wohl durch die Annahme, daß infolge des von der Harnblase ausgeübten Druckes die nach hinten auswachsende Ovarialhöhle in der Medianlinie auf den stärkeren Widerstand trifft und daß die seitlichen Partien der mittleren im Wachstum etwas vorauseilen.

Die weitere Entwicklung der Ovarialhöhle geschieht ebenfalls durch Auswachsen ihres immer spitzer werdenden Zipfels bis zum schließlichen Durchbruch. Bei einem nahezu 10 cm langen Tier endigte der mit starkem Flimmerepithel besetzte Genitalgang zwischen den auf gemeinsamer kurzer Papille erfolgenden After- und Harnmündungen blind.

Mit dem eben geschilderten Verhalten der Ovarialhöhle bei *Gobio fluviatilis* ist der eigentlich beschreibende Teil dieser Arbeit abgeschlossen. Doch bevor ich zum vergleichenden Teil übergehe, sei noch erwähnt, daß ich bei den andern von mir untersuchten Teleostiern (*Tinca vulgaris*, *Leuciscus rutilis*, *Rhodeus amarus*, *Lepadogaster gouanii* [*Nemachotilus*], *Cobitis fossilis*), durchgehend grundsätzlich gleiche Verhältnisse fand. Überall setzen sich die Ovarien als verdickte Streifen ins Peritoneum fort. Analwärts konvergieren diese Streifen, bis sie zu einer einzigen Anlage verschmelzen. Die entovarial oder parovarial gebildeten Ovarialhöhlen wachsen in diese Streifen aus, um schließlich zu einem gemeinsamen Gang zu verschmelzen. Wenn nun, wie zum Beispiel bei *Leuciscus*, nur der vordere Teil der Genitalanlage sich zur keimbereitenden Drüse entwickelt, so ist natürlich die Kontinuität der bald eine weite Höhle, bald einen engen Spalt im Peritoneum darstellenden Oviducte nicht mehr ohne weiteres ersichtlich. Nirgends aber fand ich, wie Felix annimmt, eine Angliederung eines hinteren Leibeshöhlenendes an den von der Ovarialhöhle stammenden Oviduct, vielmehr schien da, wo die Ausläufer der Genitalstreifen nach hinten zu nicht mehr als solche zu erkennen waren, das weitere Wachstum wirklich durch Spaltung des Peritoneums vor sich zu gehen. Niemals aber waren auch in diesen Fällen von der Ovarialhöhle unabhängige Oviductanlagen zu erkennen.

Zum Schluß will ich noch erwähnen, daß ich nur bei *Lepadogaster* eine dauernde Mündung der Ovarialhöhle beobachten konnte.

Anhang.

I.

Über den allgemeinen Aufbau des Knochenfischovariums kann ich den von Jüngersen gemachten Angaben nichts Wesentliches hinzufügen. Ich beschränke mich darauf, in Fig. 4 einen Querschnitt durch das linke Ovarium eines 35 mm großen *Leuciscus* wiederzugeben. Man ersieht daraus eine Anordnung der Eier, die im Gegensatz zu der von *Phoxinus* angegebenen steht. Während bei diesem Fisch die am weitesten entwickelten Eier der Ovarialhöhle am nächsten liegen, zeigt *Leuciscus* das allgemein verbreitete umgekehrte Verhalten. Die früher mediale, jetzt untere Ovarseite besteht aus einem dünnen Epithel, auf das direkt die in dünnwandiges Follikelepithel einzeln eingehüllten reifen Eier folgen. Die stark gewölbte, ursprünglich laterale Seite stellt sich als die keimbereitende dar. In derselben sind alle Stadien von den in regen Teilungen sich befindlichen Eizellen bis zu fertigen

jungen Eiern zu sehen. Falten- und Lamellenbildung sind wie in diesem Stadium so auch bei noch älteren Tieren nicht einmal eingeleitet, während bei dem besprochenen *Phoxinus* die Lamellen bis ans Hinterende schon stark entwickelt waren.

II.

Zum Schluß glaube ich in Fig. 5 einen kleinen Beitrag zum Kapitel der mehrkernigen Eier und der Eikernverschmelzung geben zu können. Die Abbildung zeigt einen Schnitt durch den hinteren Teil eines rechten Ovars von *Tinca vulgaris* von 60 mm Länge.

In unmittelbarer Nähe starker Blutgefäße (*v*) sehen wir, abgesehen von den in der Lateralwand (*LW*) überall zu erkennenden Genitalzellen (*G Z*), bei Fig. 1 die in reger mitotischer Teilung befindlichen Ureier in einem großen Zellennest vereinigt. Bei *x* sind Spuren einer vom umgebenden Follikelepithel aus in dieses Nest hineinwuchernden Scheidewand zu erkennen. Unmittelbar neben diesem Nest sieht man mehrere Gruppen schon weiter differenzierter Zellen. Die ganz hellen Kerne sind vergrößert und vielfach so nahe aneinander gepreßt, daß keine Grenzen mehr sichtbar sind. Mehrere solcher Kerne liegen in einem Follikel zusammen. Bei Fig. 2 ist die Bildung zweier solcher Follikel aus einem durch Heineinwachsen der bindegewebigen Scheidewand eben vollendet, während sie bei Fig. 3 schon weiter durchgeführt ist. In dem linken dieser beiden scheinen die Kernmembranen ganz aufgelöst, während im rechten deutlich drei Kerne und Kernkörperchen zu sehen sind. Bei Fig. 4 und 5 haben wir zwei Follikel, die beide demselben Zellnest zu entstammen scheinen. In beiden befindet sich je ein mehrkerniges Ei mit deutlicher Dotterschicht. Während die vier Kerne bei Fig. 4 sehr unscharf sind, zeigen die beiden ungleich großen bei Fig. 5 deutlich das vom Teleostierei bekannte Bild mit den vielen oberflächlichen Chromatinkörperchen. Ferner sind noch zwei größere Eier zu sehen, von denen das eine nur durch den Dotter getroffen ist. Danach ginge neben der Teilung der Follikel eine Verschmelzung von Eizellen einher. Obschon mir danach eine Verschmelzung von Eikernen, wie sie zuerst von Goette für die Amphibien angegeben und in neuerer Zeit von Eismond (7) wieder behauptet wird, auch für die Knochenfische nicht unwahrscheinlich dünkt, so begnüge ich mich doch mit vorstehender Beschreibung und dem Hinweis auf die neuere Literatur von Stöckel (23), Rabl (18c), Schottländer und Eismond (21).

B. Vergleichender Teil.

Am Schlusse der Untersuchung über den Genitalporus (S. 25ff.) habe ich die Gründe erörtert, weshalb ich im Genitalporus der Salmoniden keine echte Abdominalporenbildung erblicken kann. Als weiterer Grund ergibt sich aus den Untersuchungen über die andern Teleostier die vollständige Übereinstimmung zwischen der Bildung der äußeren Genitalöffnung der Salmoniden und der der andern Knochenfische. Auch werden beide viel später als die echten Abdominalporen angelegt und zwar beide wiederum von einem, zwischen Darm und Harnblasengang durch das Bindegewebe des Afterpfropfes nach hinten auswachsenden weiteren Gang. Nun ist, wie wir gesehen haben, der Genitalporus der Teleostier mit Ovarialhöhle die Schlußbildung eines Prozesses, der von dem direkten Durchbruch der Leibeshöhle nach außen (Abdominalporen) grundverschieden ist, während die Entstehung des Genitalporus der Salmoniden immerhin derjenigen der Abdominalporen ähnelt. Doch wird diese Differenz zwischen den Salmoniden und den übrigen Teleostiern durch die Entwicklungsgeschichte ausgeglichen. In beiden Gruppen gehen die im Genitalporus mündenden Ausführungswege der Geschlechtsprodukte in gleicher Weise aus besonders umgebildeten Cölomabschnitten hervor, nämlich den Genitaltrichtern (Salmoniden) und den Ovarialhöhlen (übrige Teleostier). Dadurch treten sie gemeinsam in Gegensatz zu echten Abdominalporen, die weiter nichts sind als direkte Durchbrüche des Cöloms nach außen. Daraus folgt notwendig als weitere Ergänzung der früheren Ausführungen, daß der Genitalporus der Salmoniden sein Homologon nicht in den echten, der allgemeinen Leibeshöhle direkt entstammenden Abdominalporen, sondern im Genitalporus der andern Teleostier zu suchen hat. Zur Erläuterung meiner Ansicht diene eine vergleichende Betrachtung der auf Seite 17 aufgestellten Schemata. Jedes Schema ist als Projektionsfigur einer Körperhälfte auf die Medianebene zu denken, und zwar sind übereinander fallende Umrisse (wie z. B. *C* und *H* in Schema 1 oder *P* und *A* in Schema 5) in der Reihenfolge ihres Abstandes von der Medianebene über, bzw. hintereinander gelegt.

Nehmen wir Schema 5 zum Ausgangspunkt. Dasselbe stellt die Verhältnisse bei den Salmoniden dar. Außer dem After *A* und der Harnröhrenmündung *HM* sehen wir einen Porus *P* und einen Porus *GP*. Der erste ist der echte Abdominalporus, während *GP* den Genitalporus darstellt. Ein Vergleich dieser Figur mit Schema 4 als dem Typus der

Selachier einerseits und Schema 7 als den Typus der meisten Teleostier anderseits läßt uns sofort in Schema 5 bei *P* den dem Punkt *P* in 4 entsprechenden Punkt erkennen, während wir ihn in 7 vermissen. Derselbe könnte, da wir ihn als die einfachste Durchbruchsstelle der Leibeshöhle (*C*) nach außen charakterisiert haben, in Schema 7 nur in der Fortsetzung des mit *P?* bezeichneten blinden Endes der Leibeshöhle liegen.

Anderseits ist für den Punkt *GP* in Schema 5 weder im Schema 4 noch im Schema 7 ein völlig entsprechender Punkt zu finden. Während aber beim Typus der Selachier ein diesbezüglicher Vergleich ganz ausgeschlossen bleibt, gibt schon eine genauere Betrachtung von 5 und 7 einige Vergleichsmomente. Auch beim allgemeinen Teleostiertypus haben wir einen Punkt *GP*, durch den die Geschlechtsprodukte entleert werden. Auch dieser Porus ist die Mündung eines Hohlraumes (*OH*) in den, wie in den Genitaltrichter *GT* der Salmoniden, die Gonade (*ov*) hineinragt. Einer direkten Homologisierung dieser beiden Genitalporen steht nur der Umstand entgegen, daß der Genitaltrichter mit der Leibeshöhle kommuniziert, während die Ovarialfalte gegen das Cölom vollständig abgeschlossen ist. Dieser Unterschied ist aber durch die in Schema 6 dargestellte Entwicklungsstufe beseitigt. Wenn wir davon absehen, daß in Schema 6 noch keinerlei Durchbruch des Cöloms nach außen erfolgt ist, so stellt dasselbe nur eine Variation von Typus 5 dar. Die Variante besteht darin, daß der Cölomabschnitt in Schema 6 ausschließlich von der Gonade abgekammert wird, während der ihm entsprechende Leibeshöhlensack *GP* in Schema 5 nur zum geringen Teil von der Genitalfalte begrenzt wird. Da aber Schema 7 nur den fertigen Zustand von Schema 6 präsentiert, so ist auch dieser Typus nur als Variation des Salmonidentypus aufzufassen.

Diese Auffassung wird noch durch die Verhältnisse bei den männlichen Salmoniden unterstützt. Denken wir uns in Schema 7 bei *P?* die Leibeshöhle wirklich nach außen mündend, so stellt dieses Schema, wie aus Fig. 3 zu ersehen, vollkommen den Typus der männlichen Salmoniden dar. Von dem weiblichen unterscheidet sich das Männchen nur dadurch, daß der Genitaltrichter nicht mit dem Cölom kommuniziert, sondern in den vollständig abgeschlossenen Hohlraum der Gonaden übergeht. Obwohl mir keine ontogenetischen Befunde über die Entstehung dieses Hohlraumes vorliegen, so hat doch die Entstehung der Ovarialhöhle gezeigt, daß ein derartiger scheinbar prinzipieller Unterschied nur eine Sekundärerscheinung sein kann, die angesichts der von mir beobachteten vollständigen Übereinstimmung

der Genitalporen und des hinteren Abschnittes des Genitaltrichters bei Männchen und Weibchen, bei einem Versuch, die Ausführungsgänge der beiderlei Gonaden zu homologisieren, nicht ausschlaggebend zu sein braucht.

Aus vorstehenden sich gegenseitig stützenden und ineinander übergreifenden Betrachtungen folgt, daß der Genitalporus aller weiblichen Teleostier ein und dieselbe Bildung darstellt, die mit echten Abdominalporen sich weder identifizieren noch homologisieren läßt.

Eine Ableitung von den phylogenetisch älteren Poren ist deshalb überflüssig, weil wir den Genitalporus entstehen sehen und seine morphogenetischen Entstehungsursachen kennen.

Danach nehmen bei keinem Teleostier die Geschlechtsprodukte ihren Weg durch Abdominalporen. Eine Ausnahme scheinen allerdings die Muraenoiden zu machen. Hier haben wir zwei seitlich von der Medianlinie hinter dem After gelegene Öffnungen, die unzweifelhaft als Geschlechtsporen dienen. Doch auch hier muß ich die Annahme, daß diese Poren echte Abdominalporen sind, für mindestens ebenso unbewiesen erklären, wie die gegenteilige. Jedenfalls dürfte eine kritische Betrachtung der fertigen Verhältnisse dieser Tiere der letzteren Annahme nicht jede Wahrscheinlichkeit entziehen. Nach der Schilderung von Brock (5b, S. 470) wissen wir, daß »bei den Muraenoiden, deren Geschlechtsorgane sich in die caudale Leibeshöhle erstrecken, das Mesenterium vom Rectum beiderseits ohne Unterbrechung auf die Seitenwände der Harnblase übergeht. Bei *Anguilla longa* und *Ophichthys* bemerkt man nun dicht an der inneren Oberfläche der Bauchwand, genau zwischen Rectum und Harnblase jederseits einen im Querdurchmesser etwa 1 mm, im Längsdurchmesser (welcher mit dem Längsdurchmesser des Rectums zusammenfällt) 2—3 mm langen ovalen Schlitz im Peritoneum. Während der übrige Raum zwischen Rectum und Harnblase von lockerem, fetthaltigem Bindegewebe ausgefüllt wird, fehlt derselbe, soweit sich beide Schlitze erstrecken, und so entsteht ein kleiner, jederseits etwa dreieckiger Hohlraum, welcher nur durch die Schlitze mit der Bauchhöhle kommuniziert. In diesem Raum und zwar am Grunde der trichterförmig vertieften, unteren hinteren Ecke, welche vom Peritoneum und der Harnblase gebildet wird, münden die Peritonealkanäle, die also mit den Schlitzen unmittelbar nichts zu tun haben. Die äußeren Öffnungen stehen quer vor der Harnblasenöffnung, dieser weit mehr genähert als dem After (nach einer Beobachtung von Brock in einem Falle sogar hinter der Harnblasenmündung). Die Abdominalporen des Aales sind

daher wahre Kanäle, welche der vorderen Harnblasenwand unmittelbar anliegend, schräg nach unten und etwas nach vorn und innen ziehen«. Man wird zugeben, daß diese Verhältnisse jedenfalls nicht ohne weiteres denen echter Abdominalporen entsprechen. Dieser pyramidenförmige Hohlraum ist eine eigenartige Bildung, deren Entstehung mit dem Auswachsen der beiden Leibeshöhlen weit über den After hinaus zu zu erklären ist. Damit stände sie, ebenso wie die Ausbildung der Pars accessoria, im Zusammenhang mit dem von Brock in der Reihe Muraena — *Myrus* — Conger — *Anguilla* aufgestellten Differenzierungsprocesses. Für unsre Betrachtung wesentlich ist, daß der erwähnte Hohlraum mit der Außenwelt durch die zwei Peritonealkanäle und mit der Leibeshöhle durch zwei Schlitze in Verbindung steht. Da wir nun bloß die direkten Durchbruchsstellen der Leibeshöhle nach außen oder in einen nach außen mündenden Raum als echte Abdominalporen erkannt haben, so müßten wir folgerichtig in den beiden Schlitzen die den Durchbruchsstellen der Petromyzonten entsprechenden Öffnungen anzusprechen haben. Damit wäre aber der Annahme, daß wir in den »Peritonealkanälen« dem Genitalporus der Salmoniden entsprechende Bildungen vor uns haben, eine Aussicht eröffnet. Hiermit stimmt auch überein, daß, wie Brock angibt, diese Öffnungen sehr spät ausgebildet werden. Da nun aber kein zwingender Grund gegeben ist, bei den Muraenoiden überhaupt Abdominalporenbildungen anzunehmen, so ergibt sich auch für die Schlitze im Peritoneum die viel natürlichere Erklärung, daß sie den Mündungen der Weberschen Peritonealtrichter homolog seien. Das Cavum pyramidale entspräche somit dem Oviduct der Salmoniden. Jedenfalls stellt es ein abgekammertes Stück der Leibeshöhle dar. Mit dieser Annahme wäre dann die noch allein dastehende prinzipielle Ausnahme der Muraenoiden verschwunden. Da wir aber eine sichere Deutung dieser Verhältnisse bis zur Kenntnis genügender entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen verschieben müssen, so ist bei den folgenden Betrachtungen über die Teleostier die Familie der Aale immer auszuschließen.

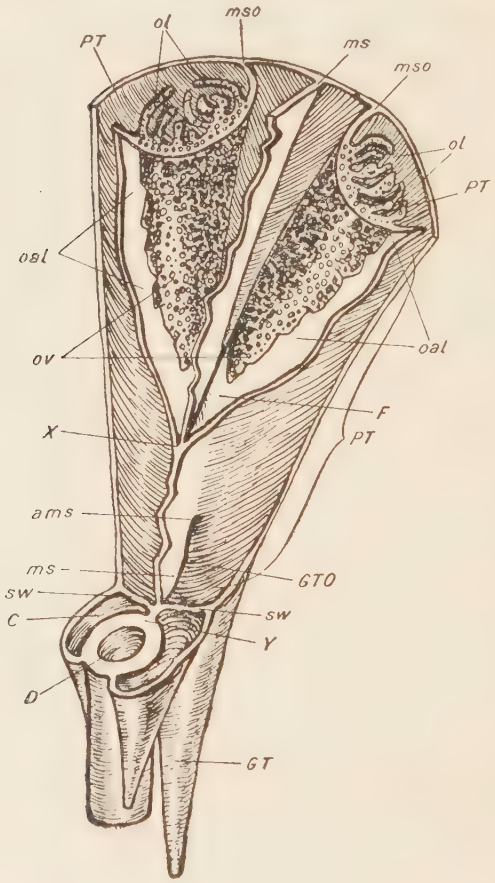
Während, wie schon in der einleitenden Übersicht bemerkt, die Entwicklungsgeschichte den Zusammenhang der Knochenfischovarien mit und ohne Höhle erwiesen hat, konnte bis jetzt dasselbe für die Oviducte nur dann gelten, wenn man für den Salmonidenoviduct dieselbe Entwicklung wie für den der übrigen Teleostier annahm. Da nun nach dem Vorgang von Jüngersen alle neueren Autoren eine selbständige Entstehung der Ausfuhrgänge aus einem vom Ovar unabhängigen Streifens des Peritoneums annahmen, so hätte folgerichtig auch von

allen diesen Autoren eine ebensolche Entwicklung des Salmonidentrichters angenommen werden müssen. Tatsächlich geht nur Jüngersen zu dieser Konsequenz über. Seite 182 sagt er ausdrücklich, daß es für ihn keinem Zweifel unterliege, daß die Peritonealtrichter der Salmoniden ihren Ursprung in einem verdickten Peritonealepithel haben. Nun ist aber nichts von einer derartigen Anlage bekannt, außer einer auch für Jüngersen nicht einwandfreien Beobachtung von Hoffmann, daß bei *Salmo salar* noch die »Schicht der erhöhten Peritonealzellen«, aus denen die Genitalfalte besteht, sich »einstülpt und so durch Rinnenbildung einen Kanal zur Entwicklung bringt, der den Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse bildet«. Während Hoffmann erst von einem Kanal sprach und auch, wie Jüngersen hervorhebt, in den Fig. 111 und 112 einen Kanal abbildet, ergänzt er seine Angaben kurz darauf dahin, daß die beschriebene Bildung mehr einem soliden Strang gleicht, und zudem von ihm nur in einem einzigen Falle beobachtet wurde (S. 630). Der von Rathke als ein Analogon oder vielmehr als ein Rudiment eines Eileiters bei einem Lachs gedeutete Streifen, der am hinteren Ende des Eierstocks beginnend sich unter Verjüngung bis gegen das Ende der Bauchhöhle zu verliert, ist schon von Weber als die ursprünglich sich soweit erstreckende Genitalanlage erkannt worden. Die von Felix (9b, S. 657 u. 658) gemachte Beobachtung, daß bei *Salmo salar* sich »die an mehreren Orten beginnenden Einfaltungen (ovariale Falten) zu Röhren schlossen, welche nebeneinander mehrere Segmente durchsetzten, in der man vielleicht eine Bestätigung der Hoffmannschen erblicken kann, hat in diesem Zusammenhang sicherlich keine Bedeutung, da sie nur von kanalartigen Bildungen in bezug auf den Eierstock selbst handelt. Auch Felix sieht in ihr nur Übergänge zur Ovarialhöhlenbildung.

Nun glaube ich, daß meine Untersuchungen über die Genitaltrichterentwicklung bei den Salmoniden gezeigt haben, daß von einer derartigen Bildung selbständige Oviducte aus Streifen des Peritonealepithels nicht die Rede sein kann. Vielmehr hat sich ergeben, daß diese Bildung von der Leibeshöhle aus ihren Ursprung nimmt.

Zum Schluß ist es noch geboten, auf die Frage der Weberschen »Peritonealtrichter« der Salmoniden einzugehen. Dieselben entstehen nach Weber durch Verwachsung der lateralwärts umgeschlagenen Ovarialsaumes mit der Leibeswand. Wie aus umstehender Textfig. VIII (S. 48) und aus der S. 27 ff. gegebenen Beschreibung zu ersehen, habe ich derartige »Peritonealtrichter« nicht beobachten können. Wohl sind die Genitalfalten lateralwärts umgeschlagen, aber der hinter den

eitragenden Ovariallappen (*OL* und *OV* der Figur) die Fortsetzung des Mesovariums (*mso*) bildende Faltensaum (*F*) ist nicht mit der lateralen Leibeswand, sondern mit dem dorsalen Mesenterium (*ms*) verwachsen, in das er im Punkte *X* ausläuft. Da nun nebenstehende Figur sich auf die von Weber nicht beschriebene Species *Salmo irideus* bezieht, und da nach ihm die verschiedenen Species in bezug auf Ausdehnung der Peritonealtrichter sich verschieden verhalten, so können bei einer längeren Ausdehnung des Genitaltrichters *GT* oder, falls die Genitalfalten sich weiter nach hinten erstrecken, die bei den Punkte *X* und *Y* einander sehr nahe kommen. Nun ist Punkt *Y* der Ort wo, wie Textfig. V, S. 23, zeigt, die Scheidewand (*sw*) zwischen dem Genitaltrichter und den beiderseitigen Cölomsäcken (*c*) aufhört und zwar, wie Textfig. V, *A* zeigt, in zwei, dem dorsalen Mesenterium aufsitzenden Falten ausläuft. Falls nun Punkt *X* und Punkt *Y* einander sehr naheliegen, so kann die Scheidewand (*sw*) als Fortsetzung der Ovarialfalte *F* erscheinen und sich somit als eine in der von Weber geschilderten Art entstandene Bildung die sog. »Peritonealtrichter« darstellen. Der von mir beschriebene Genitaltrichter erscheint dann, wie Weber ihn auch beschreibt, als gemeinsamer Gang der beiden »Peritonealtrichter« und kommt nach ihm dadurch zustande, daß die Medialwand der von Ovarialsaum gebildeten Peritonealtrichter im hinteren Teil schwindet. Damit wäre nur die ventrale Wand (*sw*) von der Genitalfalte gebildet, während die



Textfig. VIII.

beiden lateralen und die dorsalen Wände Teile der ursprünglichen Leibeshöhlenwand selbst sind. Da wir nun aber die Leibeshöhle in die beiden Zipfel *C* auslaufen sehen, so kann unmöglich der über ihnen liegende Genitaltrichter *GT* als ein Teil derselben zu erklären sein. Derselbe ist vielmehr nur als eine durch selbständiges Auswachsen des von der Genitalfalte unvollständig abgeschlossenen dorsalen Cölomabschnittes entstandene Neubildung zu betrachten. In betreff der von Felix vertretenen Anschauung, daß der Genitaltrichter den vereinigten, durch laterale Verwachsung des Darmes mit der Cölomwand entstandenen dorsalen Cölomzipfel darstellt, verweise ich auf die Ausführungen Seite 10 und folgende. Die eigentlichen Weberschen Peritonealtrichter entsprechen demnach dem in der Textfig. VIII mit *PT* bezeichneten, von der Genitalfalte und der dorsalen Cölomwand unvollständig abgekammerten Teil der Leibeshöhle. Sie stellen somit unvollkommene parovariale Eileiter dar, deren gemeinsamen Ausführungsgang wir im Genitaltrichter zu erblicken haben. Damit stimmt auch die an *Salmo salar* gemachte Beobachtung von Felix eines cranialen, nach vorn blind geschlossenen Parovarialtrichters überein, nicht aber die schon erwähnte, ebenfalls bei *Salmo salar* von diesem Forscher beschriebene unzweifelhaft entoovariale Röhrenbildung. Die Annahme liegt daher nahe, daß wir in diesen durch »an mehreren Orten beginnende Einfaltungen« über eine größere »Strecke zu Röhren geschlossenen« Kanälen besondere Bildungen der Ovariallamellen erblicken können, die wohl in keinem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang mit der Bildung der Ovarialhöhle zu stehen brauchen, aber nichtsdestoweniger zeigen können, wie einfach sich eine Höhlenbildung aus diesen Lamellen ohne Inanspruchnahme einer langaushohlenden, phylogenetischen Tendenz ergibt. Ich glaube daher als Ergebnis dieser Betrachtung festhalten zu dürfen, daß die Genitaltrichter der Salmoniden keineswegs selbständigen Anlagen im Peritoneum entstammen, sondern daß sie sich nur als besondere Bildungen der allgemeinen Leibeshöhle darstellen.

Wenn schon durch dieses Resultat der Allgemeingültigkeit der Oviductentwicklung bei den Teleostiern nach Jüngersens Theorie Abbruch getan ist, so geschieht das in noch erheblicherem Maße durch die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Knochenfische mit geschlossenem Ovarialsack.

Meine Beobachtungen an *Gasterosteus* lassen wohl keinen Zweifel aufkommen, daß der ganze »Ovarialsack« identisch ist mit der eigentlichen »Ovarialhöhle«. Nun haben wir es in dem trichterförmig ge-

schlossenen hinteren Rohr des jüngsten von mir abgebildeten Stadiums (Fig. 9, 10 und Fig. 18 in Schema 6) mit einer ähnlichen Bildung zu tun, wie sie Jüngersen bei *Acerina vulgaris* (S. 138) und bei *Gobio fluviatilis* (S. 145) beschreibt. Wir haben oben Seite 10 ff. gesehen, daß trotz der von Jüngersen und später von Schneider beschriebenen Selbständigkeit und ihrer von der Ovarialhöhle unabhängigen Entstehung dieser Oviducte, Felix dieselben dennoch als ovariale Eileiter auffaßt. Nun haben meine Untersuchungen diese Auffassung besonders für *Gasterosteus*, *Gobio* und *Phoxinus* nicht nur bestätigt, sondern überhaupt jeden Unterschied von Eileiter und Ovarialhöhle beseitigt. In betreff der von Jüngersen und der von mir beschriebenen Trichterbildungen handelt es sich nur um einen Deutungsunterschied. Während Jüngersen in denselben selbständige Oviductanlagen erblickt, glaube ich durch den Nachweis von Eiern im hintersten Teile des Oviductes von *Gasterosteus* durch die Beobachtung des Genitalstranges bei *Phoxinus*, und mit der negativen Feststellung, daß nirgends eine mit der Ovarialhöhle nicht kommunizierende Höhle im caudalen Teile nachzuweisen war, dargetan zu haben, daß diese sogenannten Oviductanlagen nichts andres sind, als die über die ursprüngliche Furchenausdehnung auswachsenden hinteren Zipfel der Ovarialhöhlen. Diejenigen Stadien, bei denen dieser hintere Trichter schon vorhanden ist, wenn die Ovarialhöhle noch nicht ganz abgekammert ist, beweisen eben nur, daß das Rückwärtswachsen der Ovarialhöhle schon beginnt, bevor die Furche ganz geschlossen ist, und daß ihr Wachstum mit dem des Gesamtorganismus Schritt hält, während dasjenige der Furche stehen bleibt. Ein derartiges ontogenetisches Stadium entspricht den dauernden Verhältnissen der Salmoniden. Die noch mögliche Erklärung, nach der diese trichterförmigen Oviductanlagen durch von hinten nach vorn gerichtete Schließung der Furchenwände entstehe, hat schon deshalb keine große Bedeutung, als ganz sicher die weitere Entwicklung der Ovarialhöhle durch Wachstum erfolgt. Ein derartiges Vordringen der Höhle hat natürlich eine Spaltung der Gewebe zur Folge, doch besteht ebensowenig eine Berechtigung, in diesem Spaltungsprozeß einen selbständigen Bildungsvorgang zu erblicken, wie etwa beim Weiterwachsen der Leibeshöhlenzipfel. Auch erfolgt derselbe Wachstumsprozeß in die vordere Spitze der Gonade hinein. Wie leicht sich dieser einfache Vorgang verkennen läßt, haben wir bei *Gobio* gesehen. Ich habe bei Besprechung meiner diesbezüglichen Befunde eingehend ausgeführt, daß das Auftreten paariger, enger Spalten, in die sich der schon unpaare, weite »Oviduct« eine Strecke weit fortsetzt, durch eine Kollision der aus-

wachsenden Ovarialhöhle mit einem starken Gefäßstrang eine ebenso ungezwungene, wie einfache Erklärung findet. Denselben Vorgang haben wir ja auch bei *Phoxinus* kennen gelernt, wo das durch den Blutgefäßstrang im hinteren Teil wieder paarig gemachte Lumen unzweifelhaft die ursprüngliche Ovarialhöhle ist. Denken wir uns nun in dem von *Gobio* gegebenen Stadium die Lumina etwa mit Fig. 39 oder 40 aufhörend und in der vorderen Strecke, etwa in der Gegend zwischen Fig. 38 und 39 die ohnehin schon einander eng anliegenden Wände noch mehr zusammengepreßt, so kann dadurch leicht der Eindruck einer selbständigen, durch Spaltung im Peritonealepithel entstehenden, paarigen Oviductanlage hervorgerufen werden. Ich halte daher den Umstand, daß auf der einzigen Figur, die Jüngersen von der Oviductanlage in diesem Stadium gibt und die einem, im Vergleich zu dem meinigen, jüngeren Exemplar von *Gobio* entstammt, die beiden Oviductanlagen durch ein starkes Blutgefäß getrennt erscheinen, keineswegs für Zufall. Damit scheint mir aber die Möglichkeit gegeben, die Angaben von Jüngersen und meine Beobachtungen miteinander in Einklang zu bringen.

Anders steht es mit den analogen Beobachtungen eines zweiten Autors von der Selbständigkeit des Oviductes. Guido Schneider (20) beschreibt ein 29 mm langes Exemplar von *Phoxinus laevis* und ein Exemplar von *Cobitis taenia* von 32 mm, bei denen der Durchbruch des schon weit entwickelten Oviducts in die Ovarialhöhle noch nicht erfolgt ist. Während aus der für *Phoxinus* abgebildeten Fig. 22 die Richtigkeit dieser Angabe nicht zu ersehen ist, gibt Schneider in Fig. 4—7 vier Schnitte, die das Verhalten des Oviducts bei dem erwähnten *Cobitis*-Jungen illustrieren. Der schon sehr weite Oviduct endigte danach in zwei Zipfeln nach hinten blind, während seine Wände nach vorn zu auf eine Strecke verlötet erschienen (Fig. 6). Die Figur erinnert mich nun an die vielfach von mir gesehenen Bilder, wie sie etwa meinen Fig. 17 und 37 entsprechen, nur daß die dünnen Wände des Ganges so dicht einander anlagen, daß nur noch geringe Andeutungen des vorhandenen Lumens sichtbar waren. Besonders ein Vergleich der Figur Schneiders und meiner Fig. 37 dürfte das Vorhandensein eines nicht sichtbaren Lumens wahrscheinlich erscheinen lassen. In dieser Annahme werde ich besonders durch den Zustand der hinteren Strecke des schon sehr weit und stark entwickelten Oviducts bestärkt. Auch läßt die von Schneider nicht in bestimmter Weise charakterisierte sichelförmige Partie zwischen Darmmuscularis und Genitalstreifen, deren Ausdehnung in auffallender Weise der des Genital-

streifens entspricht, die Deutung zu, daß der stärkere Gewebsverband des Genitalstreifens bei der Konservierung eine intensivere Kontrahierung gegenüber der des umgebenden Bindegewebes zur Folge haben konnte. Abgesehen von diesen Möglichkeiten kann ich aber doch nur erklären, daß ich eine derartige Selbständigkeit des Oviducts nie fand. Jedenfalls kann, da, wie aus den Figuren klar zu ersehen, dieser Oviduct in seiner ganzen Ausdehnung in keiner Beziehung zum Peritonealepithel steht, es sich in diesem Falle nicht um eine Gewebsspaltung der von Jüngersen beschriebenen Art handelt. Schneider geht denn auch, wie schon oben angegeben, von den noch näher zu erörternden Bildungen in dem von ihm sogenannten Genitalstrang aus. Da dieser Autor eine präzise Beschreibung der von ihm beobachteten Höhlungen, die nach ihm in der Mitte zwischen dem Ende der Ovarialhöhle und der Harnblasenmündung auftreten, nicht gegeben hat, und die diesbezüglichen Abbildungen 4 und 18 auch keine klare Vorstellung vermitteln, so kann ich leider nicht entscheiden, ob diese Höhlungen mit den von mir beobachteten, so außerordentlich charakteristischen Kanälchen identisch sind. Doch scheint mir das nicht der Fall zu sein. Ich erinnere daran, daß, wie aus meiner Fig. 34 und aus der Konstruktionsfig. 18 hervorgeht, diese Kanälchen noch in dem keimbereitenden Teil des Genitalstranges vorkommen und von mir derartige Kanälchen unter der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle (Fig. 34) beobachtet wurden. Deshalb glaube ich in ihnen keine selbständige Oviductanlage erblicken zu können, da ja dann der Oviduct unzweifelhaft vom Ovarium selbst gebildet würde. Über Natur und Bedeutung dieser Kanälchen kann ich nur Vermutungen äußern. Wenn wir annehmen, daß sie der Reihe nach in die sich ihnen nähernde Ovarialhöhle durchbrechen, so würde damit die frühe Entstehung der Ovariallamellen bei *Phoxinus* erklärt. Für diese Annahme habe ich aber genau so wenig weitere Anhaltspunkte als für die andre, daß diese Kanälchen Rudimente sind.

Nach meinen Beobachtungen an den männlichen Teleostiern, besonders an Männchen von *Gasterosteus*, bildet sich bei Anlage des Vas deferens, das zweifellos als Fortsetzung des Hodens nach hinten auswächst, ein reichverzweigtes Kanalnetz aus. Es gelang mir bis jetzt noch nicht, die ontogenetische Entstehung dieses Netzes in einwandfreier Weise zu ermitteln, so daß ich noch beide Möglichkeiten, die Abstammung dieser Kanälchen vom Hoden oder deren Selbständigkeit, offen lassen muß. Doch könnten gegebenenfalls die Kanälchen des oben beschriebenen Exemplars von *Phoxinus laevis* mit der An-

nahme, daß wir es mit einem unentwickelten Hermaphroditismus zu tun haben, eine Erklärung als rudimentäre Anlage des beim Männchen vorkommenden Kanalnetzes finden. Auch will ich die Möglichkeit erwähnen, in ihnen Rudimente von Vornierenkanälchen zu erblicken. Jedenfalls kann die Erklärung, nach der dieselben als eine selbständige Oviductanlage aufzufassen wären, schon deshalb für mich keinen Sinn haben, da ich glaube, bei andern Teleostiern die einheitliche Entstehung des gesamten Ovarialsackes bis zur Mündung nach außen aus der ursprünglichen Ovarialhöhle erwiesen zu haben. Die Übereinstimmung des bei *Phoxinus* noch deutlicher ausgebildeten Genitalstranges mit dem von *Gasterosteus* und den andern Teleostiern, in den sich die Ovarialhöhle fortsetzt, erscheint mir ein schwerwiegenderes Argument als die einzige Beobachtung dieser Kanälchen, für deren Deutung, wie erörtert, naheliegende mannigfache andre Möglichkeiten bestehen.

Wenn schon das Vorhandensein eines Genitalstranges, wie wir ihn bei *Phoxinus* in seiner extremsten Ausbildung kennen gelernt haben, gegen die Ableitung des Oviducts vom Peritonealepithel zeugt, so widerspricht dieser Befund noch entschiedener der von Felix (S. 668) aufgestellten Hypothese, daß der Ovarialsack aus einer »Angliederung eines Leibeshöhlenabschnittes an den cranialen Abschnitt hervorgehe«. Diese, offenbar auf die Verhältnisse der Salmoniden sich stützende Theorie kann, wie bei *Phoxinus*, so auch bei den andern untersuchten Teleostiern keine Bedeutung haben, da gerade das distale Stück des Oviductes in keinerlei selbständiger Beziehung zur allgemeinen Leibeshöhle steht. Zudem könnte ich, selbst wenn sich in einzelnen Fällen die Richtigkeit dieser Theorie erweisen sollte, danach zwischen dem caudalen und dem cranialen Abschnitt, von dem ja gerade die Entwicklungsgeschichte erwiesen hat, daß er einen Abschnitt der Leibeshöhle darstellt, keinen qualitativen Unterschied finden, genau so wenig, als ich umgekehrt einen solchen zwischen dem durch Rinnenbildung angelegten und dem durch Auswachsen entstandenen Teil der Ovarialhöhle annehme. Wenn ich dagegen die Theorie von Felix lediglich als den Ausdruck seiner Meinung von der Unwahrscheinlichkeit einer von der Leibeshöhle unabhängigen Oviductentwicklung erblicken darf, so kann ich mich ihr nur voll und ganz anschließen, und sie dahin ergänzen, daß wir in dem Anschluß einer cranialen, sich auf das ganze Ovarium erstreckenden Teiles an den caudalen, einer besonderen Bildung der Leibeshöhle entsprechenden Abschnitt eine kurze Skizzierung des phylogenetischen Entwicklungsprozesses des Ovarialhöhlensackes der Teleostier zu erblicken haben.

Damit bin ich bei der Formulierung meines positiven Resultates angelangt. Wie schon Brock aus seinen theoretischen Betrachtungen folgerte, hat nun die Entwicklungsgeschichte jeden genetischen und morphologischen Unterschied zwischen Ovarialkanal und Oviduct aufgehoben. Den betreffenden Bildungen der Knochenfische kommt wohl die Funktion, aber nicht der Name im Sinne der Eileiter der andern Wirbeltiere zu. Der Zusammenhang der weiblichen Geschlechtsorgane innerhalb des Kreises der Teleostier stellt sich so dar, daß der gesamte Ovarialsack dem offenen Genitaltrichter und dem dessen Fortsetzung nach vorn bildenden Peritonealtrichter der Salmoniden homolog ist und daß die Stelle der ursprünglichen Furche der Trichtermündung entspricht. Beide Einrichtungen sind besondere Bildungen der Leibeshöhle und stellen ein Stück derselben dar, dessen Selbständigkeit bei den übrigen Teleostiern gegenüber den Salmoniden nur weiter gediehen ist. Auch erfolgen diese Bildungen nicht im Anschluß an schon vorhandene Einrichtungen der Leibeshöhle wie deren hintere Zipfeltrichter mit den Abdominalporen, sondern sie charakterisieren sich als vollständige Neubildung.

Vergleich der Eileiter der Knochenfische und der andern Wirbeltiere.

Über die Beziehungen des Ovarialsackes zu den Eileitern der andern Wirbeltiere kann ich mich kurz fassen. Wie schon in der Einleitung bemerkt, ist ein solcher Vergleich in zwei Richtungen möglich, einmal mit den Müllerschen Gängen der Selachier, und zweitens mit denen der Amphibien und Amnioten.

Durch die gewonnene Erkenntnis, daß bei derartigen Vergleichungsversuchen nun wieder die gesamte Ovarialhöhle der Teleostier in Betracht gezogen werden muß, tritt die von allen neueren Forschern anerkannte Unmöglichkeit eines Vergleiches des der Leibeshöhle entstammenden Oviducts der Teleostier mit dem der Selachier nur um so stärker hervor. So lange die jetzt allgemein herrschende Lehre von der Abstammung der Müllerschen Gänge bei den Selachiern vom Urnierengang ihre Geltung bewahrt und keine Übergänge in einer bis jetzt noch unbekannten Form aufgefunden werden, so lange behalten die Eileiter der Selachier eine vollkommen isolierte Stellung.

Anderseits ist ein direkter Vergleich zwischen den Eileitern der Knochenfische und denen der höheren Wirbeltiere dadurch ausgeschlossen, daß die Anlage der letzteren in Form von besonderen Peritonealstreifen bei den Knochenfischen überhaupt nicht existiert. Ein

derartiger Vergleich ist nur mit Hilfe weiterer Hypothesen möglich. So nimmt Felix (S. 833) an, daß wir in den Eileitern der höheren Wirbeltiere, also in den beschriebenen Peritonealstreifen Abkömmlinge des auch bei den Selachiern vorkommenden Nierenrandkanals zu suchen haben. Der Weg, auf dem dieser Forscher zu dieser Deutung gelangte, führte über die Deutung des Vas deferens bei Ganoiden, Dipnoern und Teleostiern. Der Gedankengang ist, kurz skizziert, folgender: Die Vasa efferentia der Urogenitalverbindung der Selachier entstehen zur Hälfte aus dem Keimepithel und zur Hälfte aus dem Malpighischen Körperchen der Urniere. Bevor diese Kanälchen in den primären Harnleiter einmünden, entsteht ein Längskanal dadurch, daß die einzelnen Vasa efferentia sich durch eine Längscommissur verbinden: der Nierenrandkanal. Dieser teilt somit die einzelnen ausführenden Kanälchen in einen Urnierenabschnitt und in einen Genitalabschnitt. Nimmt man nun an, daß dieser Kanal sich an der Stelle bildet, an der die beiden Abschnitte der Vasa efferentia zusammenstoßen, so hätten wir in ihm einen Abschnitt der Leibeshöhle zu erblicken, weil an dieser Stelle die beiderseitigen Kanalabschnitte früher in den zwischen Genitalfalte und Mesenterium eingeschlossenen Teil der Leibeshöhle mündeten. Nun können, wie eine zusammenhängende Reihe bei den Ganoiden zeigt, die einzelnen Abschnitte der Vasa efferentia so zurückgebildet werden, daß von den vorderen nur der Genitalabschnitt von den hinteren nur der mit der Urniere in Beziehung stehende persistiert. Damit tritt der Nierenrandkanal in die Funktion eines Vas deferens ein, bis ihm nach Rückbildung des letzten Vas efferens im Urnierenabschnitt die Beförderung der Geschlechtsprodukte allein zukommt. Durch Auswachsen gewinnt er eine selbständige Mündung nach außen. Damit wäre ein Ausführungsweg gegeben, der phylogenetisch durch Abschnürung desjenigen Abschnittes der Leibeshöhle in den »von der Genitalfalte her die Stränge des Keimepithels, von der Urniere her die Ergänzungskanälchen« einmündeten, entstanden ist und der sich »ontogenetisch durch Anastomosenbildung zwischen den aus Teilen der Leibeshöhle hervorgegangenen »Ergänzungskanälchen« anlegt.

Wenn wir nun diese von Felix in erster Linie in bezug auf die Ausführungswege der Männchen gemachten theoretischen Erörterungen auf die Eileiterbildung übertragen, so wäre nach Felix die bald mediale, bald laterale Lage der Eileiter dahin zu erklären, daß die Anlage der ersteren im Anschluß an die medialen primären, die der andern im Anschluß an die lateralen sekundären Nephrostome erfolge.

Tatsächlich münden bei *Lepidosteus*, der als einziger Ganoide einen den Teleostiern vollständig ähnlichen Ovarialsack (Hyrtl 14c) nach parovarialem Modus anlegt, die sekundären Nephrostome in denselben (Balfour u. Parker 1e).

Man wird zugeben müssen, daß die Hypothese vom Nierenrandkanal sich mit der Anlage des Eileiters der höheren Wirbeltiere aus dem Peritonealepithel und für die Beziehungen des Amphibienoviductes zu den hinteren Vornierentrichtern vereinbaren läßt. Auch für die Abstammung des ein Stück der Leibeshöhle vorstellenden Teleostieroviductes und dessen Bildung durch die Gonade sind Hinweise da. Doch dürften zahlreiche Einwendungen erstehen, die nicht ohne bedenkliche Umdeutungen durch diese Theorie zu beseitigen sind. Erstens legen die weiblichen Selachier keinen Nierenrandkanal an. Ferner ist gerade bei den Amphibien und Amnioten, deren Eileiter doch einem Nierenrandkanal entsprechen soll, der Nierenrandkanal zwar angelegt, wird aber zurückgebildet, und drittens müßten bei hermaphroditischen Knochenfischen nicht nur Vas deferens und Ovarialhöhle dem Nierenrandkanal entsprechen, sondern diese Bildung müßte sogar in zwei verschiedenen phylogenetischen Stufen auftreten, da wir in der Entwicklung der Ovarialhöhle eine phylogenetisch ältere Stufe als in der Anlage des Vas deferens erblicken müßten. Auch läßt sich der Oviduct der Salmoniden, den wir dem Ovarialkanal für homolog erklären müßten, schwerlich von einem Nierenrandkanal ableiten.

Wenn wir schon den Oviduct der Knochenfische als seine Ovarialhöhle, und diese wieder als ein Stück abgekammertes Cölom erkannt haben, so scheint es mir doch nicht geraten, diese Bildung mit dem, phylogenetisch durch Abkammerung des medialen Cöloms entstanden zu denkenden, ontogenetisch sich als Längscommissur der Vasa efferentia bildenden Nierenrandkanal in Zusammenhang zu bringen. Der hypothetischen Annahme einer Cölomabkammerung zur Bildung eines Nierenrandkanals können wir die tatsächliche Beobachtung eines derartigen Vorganges zur Bildung der Ovarialhöhle gegenüber stellen. Die, wie bei der Anlage der Vornierenkammer anzunehmenden, physiologischen Beweggründe zur Bildung eines geschlossenen Weges für die Geschlechtsprodukte sind mindestens ebenso stark wie zur Ausbildung eines Nierenrandkanals. Es ist deshalb kein Grund vorhanden, in der Ovarialhöhle keine Primäranlage zu erblicken. Gerade die Klarheit und Einfachheit der ontogenetischen Vorgänge spricht ausschließlich zugunsten dieser Annahme; zudem liegen im Verhalten der Salmoniden und Muraenoiden einerseits und im Verhältnis der

parovarialen Höhle zur entovarialen anderseits eine Reihe phylogenetischer Phasen dieser Entwicklung vor. Auch scheint es mir keineswegs unwichtig, zu bemerken, daß es gerade das Fortpflanzungsgeschäft ist, dem hier diese morphogene Bedeutung zukäme.

Inwiefern sich die Ganoiden außer *Lepidosteus* den Teleostiern anreihen lassen, muß deren noch unbekannte Ontogenese zeigen. Die schon geschilderten Verhältnisse von *Lepidosteus* und die Beobachtung eines in die Leibeshöhle offenen, nach hinten blind endigenden Trichters durch Jüngersen (15b) bei einem männlichen *Acipenser* und von Lebedinsky (17) bei einer weiblichen Larve von *Calamoichthys* lassen die Möglichkeit offen, daß die Verhältnisse der Knochenfische auch bei andern Fischgruppen wiederkehren.

Um schließlich auch der höheren Wirbeltiere zu gedenken, so müssen wir, wenn die Beteiligung der Vornierentrichter am Aufbau des Oviductes außer Betracht gelassen wird, als Hauptunterschied die Unabhängigkeit der Eileiter von der Gonade betonen. Doch genügt, ohne auf die Ganoiden Bezug zu nehmen, ein Hinweis auf die Salmoniden, um uns zu erinnern, daß die Sonderbildung der Leibeshöhle keineswegs auf die Gonade fixiert, sondern als nur auf dieselbe übergreifend zu betrachten ist. Es wäre deshalb nicht unmöglich, daß die von der offenen Ausbuchtung zur geschlossenen Abkammerung übergehende Oviductbildung sich noch weiter differenzierte und schließlich zu einer als Streifen im Peritoneum lokalisierten Oviductanlage fixierte. Ich erwähne diese Hypothese nur, um zu zeigen, daß bei der von mir gegebenen Deutung des Ovarialsackes der Knochenfische als einer einfachen Umbildung eines Abschnittes der Leibeshöhle nicht jeder Weg nach den andern Tiergruppen versperrt ist. Dieser Deutung aber glaubte ich nach meinen Untersuchungen nicht entraten zu können.

Zusammenfassung.

Eine kurze Übersicht der vorliegenden Untersuchungen zeigt folgende Ergebnisse:

Die Petromyzonten besitzen zwei echte Abdominalporen, die die Mündungen der Leibeshöhle in den Urogenitalsinus darstellen.

Die Selachier und Salmoniden (auch die männlichen) haben ebenfalls paarige Poren oder Rudimente solcher Anlagen. Wie bei Petromyzon sind auch hier die Poren einfache Durchbruchsöffnungen der Leibeshöhle nach außen und somit echte Abdominalporen. Nur bei Petromyzonten dienen dieselben als

Ausfuhrwege für die Geschlechtsprodukte und zwar beiden Geschlechtern.

Sowohl weibliche wie männliche Salmoniden haben einen Genitalporus. Derselbe ist eine Neuerwerbung, die bei allen weiblichen Teleostiern durch eine Neubildung der Leibeshöhle herbeigeführt wird.

Diese Neubildung besteht in der Abkammerung eines Cölomabschnittes, der zum Ausführungsgang des Geschlechtsapparates wird. Bei den Salmoniden bleibt dieser Abschnitt als offener Genitaltrichter mit dem Cölom in dauernder Verbindung, während er bei den übrigen Teleostiern sich als weite Ovarialhöhle vollständig von der allgemeinen Leibeshöhle abschließt. Daher sind Genitaltrichter und Ovarialhöhle einander homolog.

An dem Aufbau des gesamten Geschlechtsapparates der weiblichen Teleostier beteiligen sich keine selbständigen, von der Keimdrüse unabhängigen Oviductanlagen. Die als Eileiter dienenden distalen Strecken der Ovarialsäcke sind Teile der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle. Der gemeinsame weite Ausführungsgang ist aus der Verschmelzung der beidesseitigen Ovarialhöhlen hervorgegangen. Den Teleostiern fehlt daher jegliche direkte Beziehung zu einem echten Müllerschen Gang.

Literaturverzeichnis.

(Da hier nur die in vorliegender Arbeit citierten Erscheinungen aufgezählt sind, so verweise ich auf das vollständige Literaturverzeichnis von Felix im Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von O. Hertwig, Bd. III, Teil I, Kapitel II, Schluß.)

1a. A. Balfour, On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. Journ. Anat. and Phys. Vol. X. 1876a.
b. — The development of Elasmobranch Fishes. Ibid. Vol. XI. 1876b.
c. — On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XVIII.
d. — Handbuch der vergleichenden Embryologie (deutsch).
e. A. Balfour and W. N. Parker, On the structure and development of Lepidosteus Phil. Transact. R. S. 1882. Edingb.
2. Bless, The corrolated distribution of abdominal pores and nephrostomes in fishes. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXII. 1898.
3. T. Wm. Bridge, Pori abdominales of Vertebrata. Ibid. Vol. XIV. 1879.

4. R. H. Burne, The porus genitalis in the Myxinidae. Journ. Limean Soc. Zoology. Vol. XXVI. 1898.

5a. J. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

b. — Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. II. 1881.

6. J. T. Cunningham, On the development of the oviduct in Teleosteans. Proc. R. Soc. Edingburgh 1867/68.

7. J. Eismond, Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-œufs en particulier. Bibl. anat. I. T. VI. 1898.

8. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIII. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. VIII. 1888.

9a. Felix, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte. Bd. VIII. 1897a.

b. Felix und Bühler, Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Bd. III. Teil I.

10. M. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

11a. Alex. Goette, Petromyzon fluviatilis. Abh. z. Entwicklungsgesch. der Tiere. 1890.

b. — Entwicklungsgeschichte der Unke.

12a. B. Haller, Über den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. XXVII. 1905.

13a. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Anamniern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.

b. — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Reptilien. Ibid. Bd. XLVIII. 1889.

14a. J. Hyrtl, Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wien. Akad., Abt. Naturwiss. Bd. I. 1850.

b. — Das uropoetische System der Knochenfische. Ibid. Bd. II. 1851.

c. — Über den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Ibid. Bd. VIII. 1854.

15a. Hect. F. E. Jüngersen, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Knochenfischen. Arb. zool.-anat. Institut Würzburg. Bd. IX. 1889.

b. — Über die Urogenitalorgane von Polypterus und Amia. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1900.

16. Mac Lead, Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reprod. femelle des Téléostéens. Arch. biol. T. II. 1881b.

17. J. Lebedinsky, Über die Embryonalniere von Calamoichthys calabaricis. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1895.

18a. H. Rabl, Über die Vorniere und Entwicklung des Müllerschen Ganges bei Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIV. 1904.

b. — Über die Entwicklung des Tubentrichters und seine Beziehung zum Bauchfell bei Salamandra maculosa. Ibid. Bd. LXIV. 1904b.

c. — Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Arch. LIV. 1899.

19a. H. Rathke, Über die weiblichen Geschlechtsteile des Lachses und des Sandaales. Merchels Arch. Bd. VI. 1820b.
b. — Über die Geschlechtsteile der Fische. Neueste Schriften d. Naturforschergesellsch. Danzig. Bd. 1824b.
c. — Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Ibid. 1825b.
d. — Zur Anatomie der Fische. Müllers Arch. 1836.
20. Guido Schneider, Über die Entwicklung der Genitalkanäle bei Cobitis taenia und Phoxinus laevis. Mem. Akad. St.-Pétersbourg I. T. II. 1895.
21. J. Schottländer, Über den Graafschen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch und Säugetier. Mikr. Arch. 1893. Bd. XLI.
22. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arb. zool.-anatom. Institut. Würzburg. Bd. II. 1875d.
23. Stannius, Zootomie der Wirbeltiere. 1854.
24. Stöckel, Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LIII. 1899.
25a. W. Turner, A contribution to the visceral anatomy of the Greenland Shark (Laemargus borealis). Journ. anat. a. phys. Vol. VII. 1873.
b. — Additional observations. Ibid. Vol. VIII. 1874.
c. — Note on the oviduct of the Greenland Shark. Ibid. Vol. XII. 1878.
26. C. Vogt, Sur l'ovaire des jeunes Vérons (Phoxinus laevis). Arch. biol. T. III. 1882.
27. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig, Engelmann. 1870.
28. M. Weber. Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XII. 1887.

Erklärung der Tafelfiguren.

Allgemeine Bezeichnungen.

A, After;
C, Cölom;
D, Darm;
Ei, Eier;
Ek, Haut;
fi, Fett;
H, Harnleiter;
Hb, Harnblase;
Hbg, Harnblasengang;
GP, Genitalporus;
GT, Genitaltrichter;
V, Blutgefäße;
GV, Blutgefäß der Gonade;
HM, Harnmündung;
i. fettartiges Gebilde;
K, Kanälchen;
Ms, Mesenterium;
OH, Ovarialhöhle;
OV, Ovar;
OVM, Ovarialmasse;
P, Abdominalporus;
p. Peritoneum;
SB. Schwimmblase.

Tafel I.

Fig. 1. Konstruktion aus Querschnitten durch ein ausgewachsenes Exemplar von *Petromyzon fluviatilis*. Die beiden Harnleiter *H* vereinigen sich bei *M* zu einem gemeinsamen Gang, in den weiter nach hinten beiderseits die zu langen Schläuchen ausgezogenen Leibeshöhlen *C* bei *P* münden. Der dadurch entstandene Urogenitalsinus mündet bei *PM* auf einer großen, in der Kontur angedeuteten Papille.

Fig. 2. Konstruktion aus Querschnitten durch die Afterpapille von *Salmo irideus*. Zwischen Darm *D* und Harnblasengang *G* zieht der mit weiter Öffnung in die Leibeshöhle *C* mündende Genitaltrichter *GT* bis in die äußerste Spitze der Papille, wo er bei *GP* blind endigt. Der Durchbruch nach außen erfolgt an dieser Stelle. Die Leibeshöhle *C* zieht sich zu beiden Seiten des Darmes zu engen Kanälen aus, die in einer tiefen Hautfalte durch die Abdominalporen nach außen münden. In der Figur ist die linke Afterwand entfernt, um die Stelle des Abdominalporus zu zeigen. *HM*, Harnmündung.

Fig. 3. Dieselbe Konstruktion wie Fig. 2 vom Menschen. Der Genitaltrichter *GT*, der in *GP* ebenfalls eine eigne Öffnung erhält, kommuniziert nicht mit der Leibeshöhle, sondern setzt sich in den Hohlraum in den Hoden fort. Alles übrige wie Fig. 2.

Fig. 4. Querschnitt durch das linke Ovar eines *Leuciscus* von 35 mm Länge. Allgemeine Bezeichnungen.

Tafel II.

Fig. 5. Schnitt durch das rechte Ovar einer *Tinca vulgaris* von 60 mm Länge. *GZ*, Genitalzellen, von denen bei 1 viele in einem großen Nest vereinigt liegen. Bei 2 ein Follikel, das durch hineinwucherndes Bindegewebe in zwei zerlegt ist. Bei 3 durch Teilung entstandene Follikel, die jedes mehrere Eier enthalten. Im rechten Follikel sind die Eikerne aufgelöst und die Grenzen der einzelnen Eizellen kaum noch zu erkennen. Bei 4 und 5 mehrkernige Eier. *X*, Bindegewebezellen.

Fig. 6—17. Schnitsserien von *Gasterosteus aculeatus*. Allgemeine Bezeichnungen.

Fig. 6—10. Von einem Jungen von 13 mm. Die in

Fig. 6 geschlossene Ovarialhöhle *OH* stellt weiter hinten in

Fig. 7 eine tiefe offene Furche dar.

Fig. 8. Einige Schnitte hinter Fig. 7. Die offene Furche ist breiter.

Fig. 9. Die Massen der beiden Ovarien sind miteinander verschmolzen. Die Ovarialhöhle ist wieder für eine kurze Strecke geschlossen und endigt blind. *OH*.

Fig. 10. Hinteres Ende der Ovarialmasse *OVM* im Mesenterium.

Fig. 11—15 stammen von einem 23 mm großen Exemplar mit vollständig geschlossenem Ovarialsack.

Fig. 11. Die beiden Ovarien getrennt mit geschlossener Ovarialhöhle. Nur die dorsale Seite ist keimbereitend.

Fig. 12. Ovarialmasse und Ovarialhöhlen beider Ovarien sind miteinander verschmolzen. Bei *Hb* der über die Einmündung der primären Harnleiter hinausreichende vordere Teil der Harnblase.

Fig. 13. Schnitt durch die Mündungstelle der Harnleiter. Die Wände des weiten Ovarialsackes haben alle ausschließlich bindegewebigen Charakter.

Fig. 14. Einige Schnitte weiter zurück. Von der linken Leibeshöhle ist nur noch ein kleiner Zipfel *C* vorhanden, während die rechte einen engen Spalt darstellt. Die Ovarialhöhle *OH* ist ebenfalls zu einem engen Spalt zusammengedrückt. In ihrer Dorsalwand sind einige Ureier (*Ei*) zu erkennen.

Fig. 15. Blindes Ende der Ovarialhöhle im Afterpfropf.

Fig. 16 u. 17. Schnitte durch das hintere blinde Ende des Ovarialsackes bei einem ausgewachsenen Tier. Bei *Ei* in Fig. 16 ein reifes Ei. In Fig. 17 ist das Lumen des vom Harnblasengang *Hbg* eingedrückten Ovarialsackes zweimal getroffen.

Tafel III.

Fig. 18. Konstruktion aus den Querschnitten 32—36 von *Phoxinus laevis*. Die Ovarialmasse setzt sich als solider Strang in das Bindegewebe des Afterpfropfes fort und legt sich mit seinem hinteren Ende dem Epithel des Harnblasenganges dicht an. Allgemeine Bezeichnungen. *K*, in Ovarialmasse auftretende isolierte Kanälchen mit starkem Cylinderepithel.

Fig. 19—36. Querschnitte von *Phoxinus laevis*. Allgemeine Bezeichnungen.

Fig. 19—31. Schnittserie durch ein 16 mm großes Tier.

Fig. 19. Linkes Vorderende des Ovars *a* kompakt, rechtes Ovar *b* ist lateralwärts umgeschlagen und bildet durch Verwachsen mit der Bauchwand einen vorn offenen Kanal.

Fig. 20. Ovar *a* ebenfalls lateralwärts umgeschlagen und bildet mit der dorsalen Cölomwand eine offene Furche. An Ovar *b* hängt eine gefäßführende Bindegewebsfalte *F*.

Fig. 21. Ovar *a* mit der Bauchwand verwachsen und bildet einen vorn offenen Ovarialkanal.

Fig. 22—24. Die Ansatzstelle des Ovars rückt immer mehr medianwärts. *i*, fettartiges Gewebe.

Fig. 25 u. 26. Nur die mediale Hälfte weist noch reichliche Ovarialmasse auf, während die laterale sich verdünnt und schließlich zu einem dünnen Ligament (Fig. 26) wird.

Fig. 27—29. Die laterale Verwachsung der Gonade mit der Bauchwand hört auf. Die Ovarialhöhle läuft in Fig. 29 als flache Furche aus.

Fig. 30. Das Ovar stellt im hinteren Ende eine kompakte Masse dar.

Fig. 31. Orientierungsfigur. Während das Ovar *b* die normale Lage zeigt, ist Ovar *a* nahezu in die Medianlinie gelangt.

Fig. 32—36. Schnittserie eines Tieres von 32 mm Größe.

Fig. 32. Die beiden Ovarien liegen so dicht nebeneinander, daß die ihre Ovarialhöhlen trennende Wand wie die Fortsetzung des Mesenteriums erscheint.

Fig. 33. Das linke Ovar verjüngt sich vor dem rechten, die Ovarialmassen und Ovarialhöhlen haben sich vereinigt. In dem das Fettgewebe (*fi*) trennenden Bindegewebe ist eine senkrecht verlaufende Vene getroffen.

Fig. 34. Weiter zurück durchsetzt das Blutgefäß der Fig. 33 die Ovarialmasse. Dadurch erscheint die Ovarialhöhle wieder paarig. Unter dem Lumen der linken Ovarialhöhle ist ein in die Ovarialmasse eingebettetes Kanälchen (*K*) zu erblicken, das von starkem Cylinderepithel gebildet ist.

Fig. 35. Etwas weiter zurückliegender Schnitt. Die Ovarialmasse der beiden Ovarien stellt eine einheitliche breite Schicht dar, in der zahlreiche isolierte Kanälchen (*K*) wie das in Fig. 34 beschriebene, sichtbar sind.

Fig. 36. Querschnitt durch den Afterpfropf. Zwischen Harnblase und Enddarm zieht die Fortsetzung der Ovarialmasse als Zellenstrang (*OVM*) einher, dessen Elemente sich vom umgebenden Bindegewebe deutlich abheben.

Fig. 37—42. Schnittserie durch ein Exemplar von *Gobio fluviatilis* von 27 mm Längen.

Fig. 37. Die vereinigte Ovarialmasse *OVM* mit dem als enger Spalt sich darstellenden Ovarialkanal *OH* ist ganz von Fett (*fi*) umgeben. Sowohl im Mesenterium wie in der in seiner dorsalen Fortsetzung liegenden Bindegewebsfalte *F* sind starke Blutgefäße getroffen.

Fig. 38. Sechs Schnitte weiter zurück. Die Ovarialmasse hat sich verjüngt und ist durch einen gefäßführenden Bindegewebsstrang getrennt.

Fig. 39. Zehn Schnitte weiter zurück. Die beiden Hälften der Ovarialmassen sind durch ein senkrecht verlaufendes starkes Venengefäß getrennt. Die Wände der Ovarialhöhlen liegen dicht aneinander.

Fig. 40. Weitere 15 Schnitte rückwärts ist das trennende Blutgefäß mit Bindegewebswand verschwunden, die Ovarialmassen sind verstärkt und bilden wieder eine einheitliche Lage. Die beiderseitigen Fortsetzungen der Ovarialhöhle sind noch getrennt.

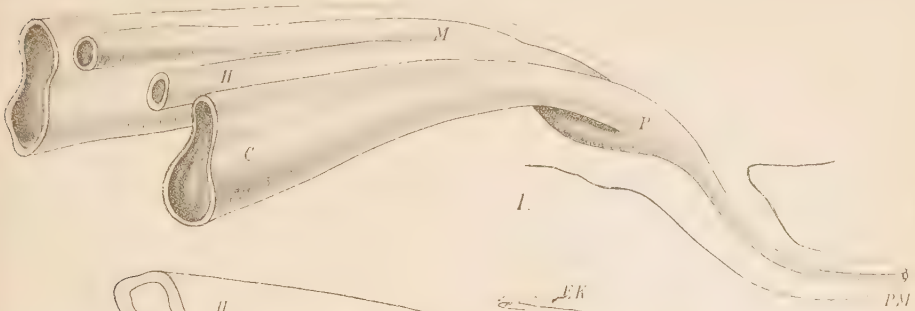
Fig. 41. Drei Schnitte weiter nach hinten sind die beiden Hohlräume wieder zu einem breiten weiten Gang vereinigt. Die Leibeshöhle stellt hier noch zwei laterale Zipfel (*C*) dar.

Fig. 42. Nach weiteren zehn Schnitten endigt der Ovarialgang in zwei Zipfeln blind im Bindegewebe des Afterpfropfes.

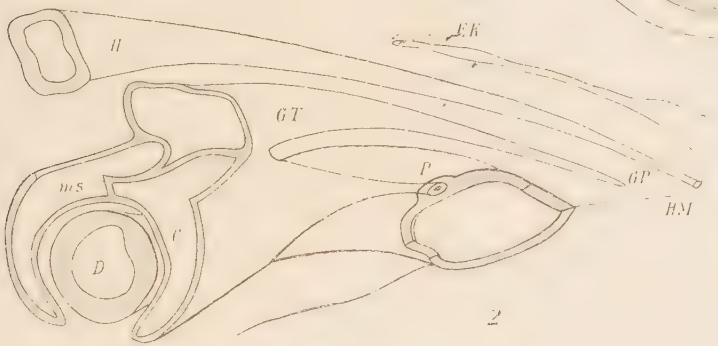
Lebenslauf.

Ich wurde am 12. November 1882 in Schlettstadt Els. geboren, besuchte das Bischöfliche Gymnasium in Straßburg, wo ich im Herbst 1902 das Reifezeugnis erwarb. An den Universitäten München, Straßburg, Paris studierte ich Naturwissenschaften und widmete mich daraufhin in Straßburg speziell dem Studium der Zoologie. Nachdem ich beim Train-Bataillon in Straßburg meiner Dienstpflicht im Jahre 1909/10 genügt hatte, ging ich zwecks weiterer Ausbildung ins Ausland.

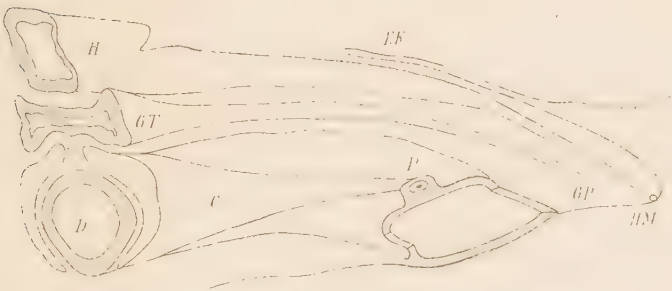
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



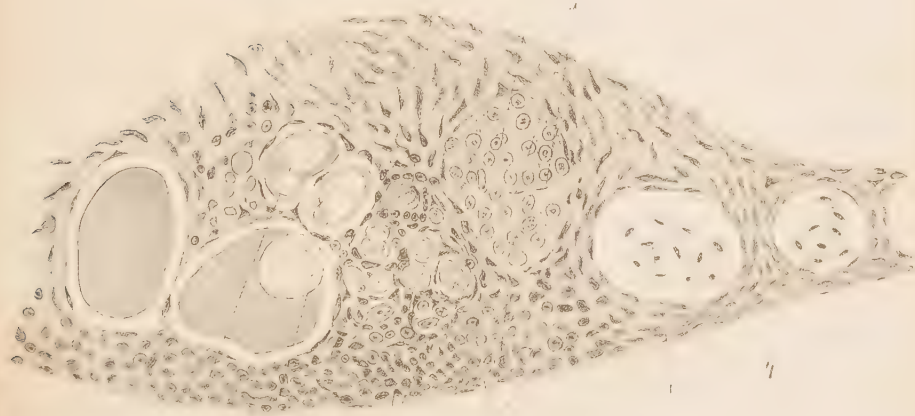
1.



2



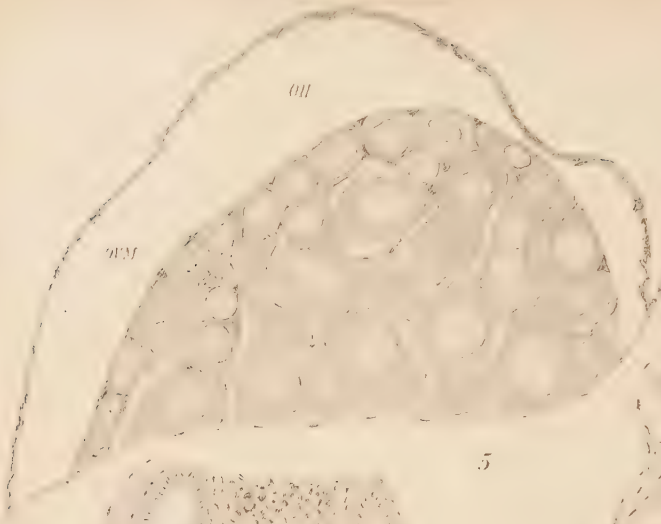
3



4

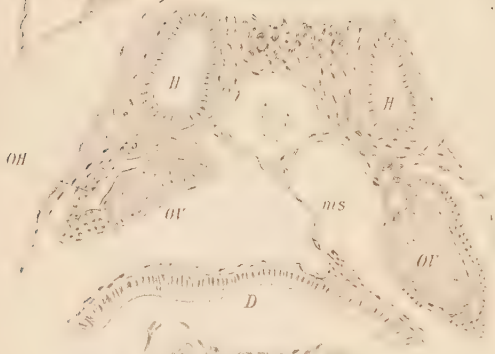
GZ

5 4 3


OH
WM

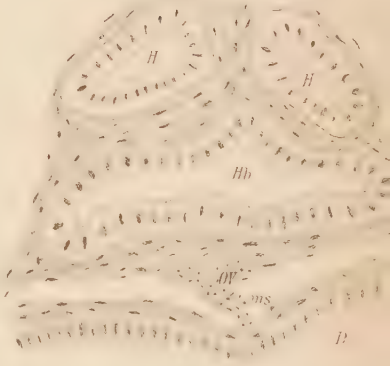
5.

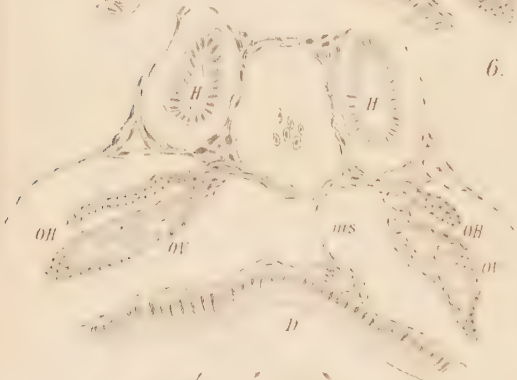
H
H
Ov
OH
ms


H
H
OH
ms
OV
OV
D

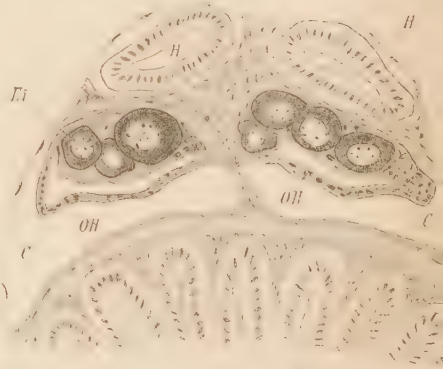
OH

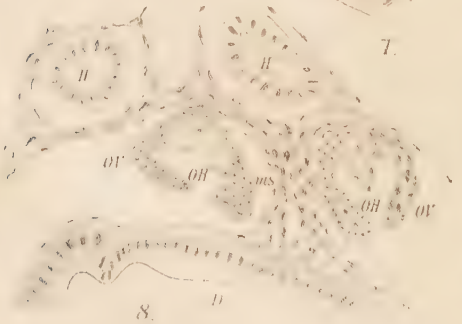
6.


H
H
Hb
OV
ms
D


H
H
OH
ms
OH
OV
OV
D

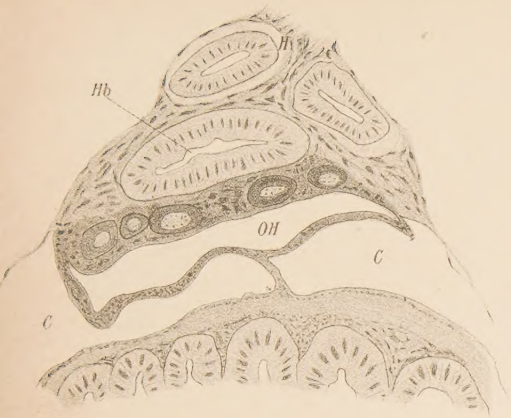
7.


H
H
Ei
OH
OH
C
C

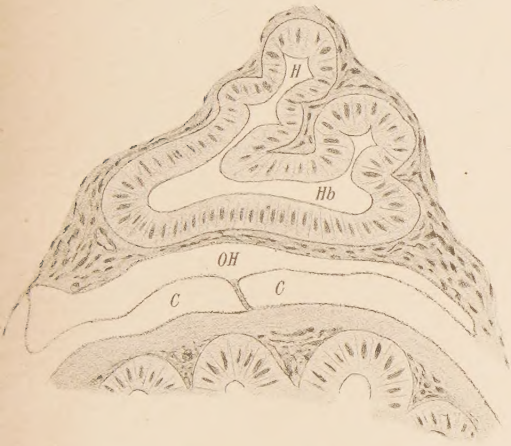

H
H
OV
OH
ms
OH
OV
D

8.

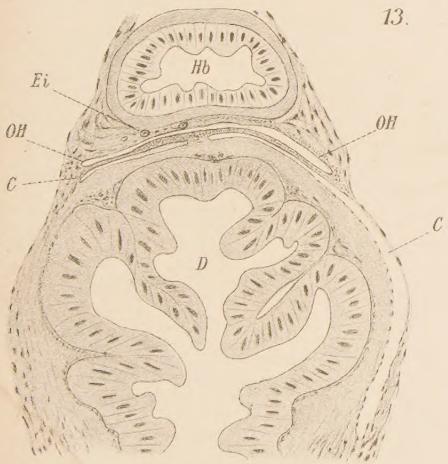
11.



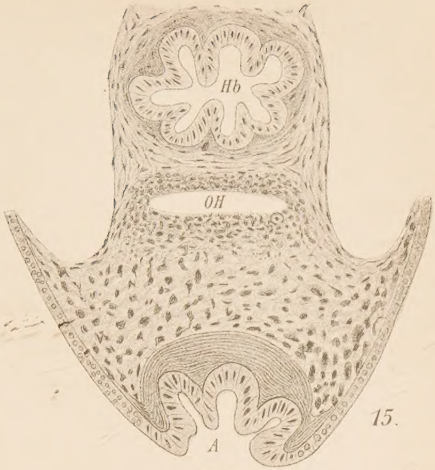
12.



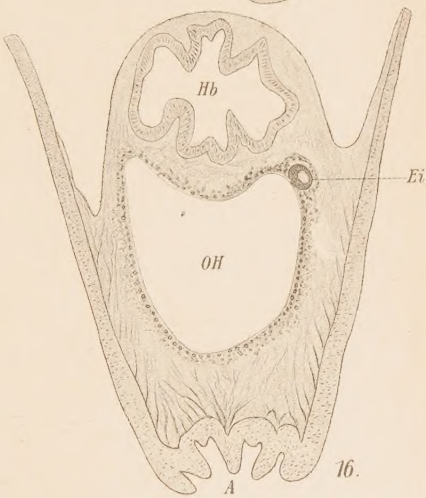
13.



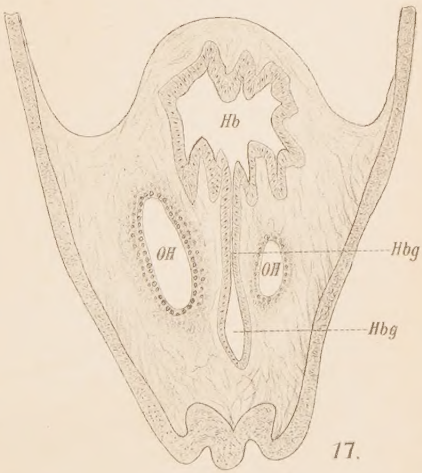
14.



15.



16.



17.

...nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.